ANNALES
DE
L'INTITUT NATIONAL
DE LA
RECHERCHE AGRONOMIQUE

RÉPUBLIQUE FRANÇAISE
MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE

MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE
I. N. R. A.
Station d'Angers
BIBLIOTHÈQUE

ANNALES DE L'INSTITUT NATIONAL

DE LA

RECHERCHE AGRONOMIQUE

SÉRIE B

ANNALES DE L'AMÉLIORATION DES PLANTES

GÉNÉTIQUE - SÉLECTION - ÉCOLOGIE
TECHNIQUES CULTURALES

Année 1959

INSTITUT NATIONAL DE LA RECHERCHE AGRONOMIQUE
7, rue Keppler – Paris

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE DES CAUSES DE LA RÉSISTANCE DES VITACÉES AU MILDIOU DE LA VIGNE (*Plasmopara viticola* (B. et C.) Berl. et de T.) ET DE LEUR MODE DE TRANSMISSION HÉRÉDITAIRE [1]

PAR

D. BOUBALS

Station de Recherches Viticoles, Centre de Recherches Agronomiques du Midi, École Nationale d'Agriculture, Montpellier.

PLAN DU MÉMOIRE

Introduction.

PREMIÈRE PARTIE

ÉTUDE DE LA RÉSISTANCE DES ESPÈCES DE VITACÉES ET DE LEURS HYBRIDES AU PLASMOPARA VITICOLA

CHAPITRE PREMIER

LA FAMILLE DES VITACÉES ET LE GENRE PLASMOPARA

I. — Famille des Vitacées.

II. — Genre Plasmopara.

CHAPITRE II

L'INFECTION PAR LE PLASMOPARA VITICOLA

I. — Processus général d'infection.

A) Cycle du *Plasmopara viticola*.
B) Seuil numérique d'infection.
C) Voies de l'infection.
D) Colonisation de l'hôte.

[1] Ce mémoire constitue la Thèse de doctorat ès sciences naturelles, soutenue par D. BOUBALS le 23 juin 1958 devant la Faculté des Sciences de l'Université de Montpellier.

II. — Influence des conditions de milieu sur l'infection.

A) Influence des conditions de milieu sur la contamination ou l'inoculation.

B) Influence des conditions de milieu sur la période s'étendant entre la contamination (ou l'inoculation) et l'apparition des premiers symptômes de la maladie.

C) Influence des conditions de milieu sur la durée de la période stérile et sur l'émission des sporangiophores.

CHAPITRE III

TECHNIQUES

I. — Contamination et inoculation des plantes.

A) Infections de plein champ.

B) Infections contrôlées de feuilles.

C) Infections de tissus de vigne cultivés in vitro.

II. — Techniques de mise en évidence du champignon.

A) Technique de coloration utilisée pour révéler la pénétration des zoospores dans les stomates.

B) Techniques de coloration utilisées pour la mise en évidence du mycélium dans les organes infectés.

CHAPITRE IV

STATISTIQUE DE LA RÉSISTANCE ET DE LA SENSIBILITÉ AU PLASMOPARA VITICOLA DANS LE CADRE DES ANGIOSPERMES ET DANS LA FAMILLE DES VITACÉES

I. — Mise au point d'une échelle de résistance.

A) Les divers degrés de l'immunité, de la résistance et de la sensibilité.

B) Echelle de résistance.

II. — Application de l'échelle de notation de la résistance à quelques Angiospermes et aux Vitacées cultivées dans les collections de l'École Nationale d'Agriculture de Montpellier.

A) Angiospermes.

B) Vitacées.

III. — Conclusion.

CHAPITRE V

ÉTUDE DES CAUSES DE LA RÉSISTANCE ET DE LA SENSIBILITÉ DES VITACÉES AU PLASMOPARA VITICOLA

I. — Résistance à l'infection.

II. — Résistance à la pénétration.

A) Structure de l'épiderme.

B) Structure et ouverture des stomates.

III. — Résistance à l'expansion.

A) Causes de la résistance à l'expansion chez les espèces sensibles.

B) Causes de la résistance à l'expansion chez les espèces résistantes.

CHAPITRE VI

MODIFICATIONS DE LA RÉCEPTIVITÉ DES VITACÉES AU PLASMOPARA VITICOLA

I. — Fluctuation de la réceptivité des Vitacées à l'égard du mildiou.

A) Notation de la résistance de plantes dans le même milieu.

B) Notation de la résistance dans deux milieux différents.

C) Conclusion.

II. — Variation de la réceptivité des Vitacées à l'égard du mildiou.

A) Modifications d'ordre génétique concernant les hôtes.

B) Modifications d'ordre génétique concernant le *Plasmopara viticola* : le problème des formes et races physiologiques.

DEUXIÈME PARTIE

ÉTUDE DU MODE DE TRANSMISSION HÉRÉDITAIRE DES PRINCIPALES CAUSES DE LA RÉSISTANCE DES VITACÉES AU PLASMOPARA VITICOLA

Introduction.

CHAPITRE PREMIER

TECHNIQUES ET MÉTHODES UTILISÉES DANS L'ÉTUDE DE LA TRANSMISSION HÉRÉDITAIRE DES CAUSES DE LA RÉSISTANCE AU MILDIOU

I. — Techniques d'obtention des pépins.

A) Techniques de croisement.

B) Technique d'autofécondation.

II. — Techniques des semis et de culture des plants de semis.

A) Semis.

B) Culture des plants issus de semis.

III. — Techniques d'inoculation des plants de semis par le mildiou.

IV. — Méthode de notation de la résistance des plants de semis.

CHAPITRE II

CARACTÉRISTIQUES GÉNÉTIQUES DU MATÉRIEL UTILISÉ

I. — Les unités de travail.

A) Le genre.

B) L'espèce et la variété.

II. — Étude de certaines caractéristiques génétiques.

A) Pourcentage de levée.

B) Effet d'inbreeding et heterosis.

C) Mise à fruit des plants de semis.

CHAPITRE III

ÉTUDE DU MODE DE TRANSMISSION HÉRÉDITAIRE DES PRINCIPALES CAUSES DE LA RÉSISTANCE AU MILDIOU

I. — Étude du mode de transmission héréditaire de la capacité de réaction nécrotique au stomate.

A) Transmission héréditaire de la capacité de réaction nécrotique au stomate dans le cadre intraspécifique.

B) Transmission héréditaire de la capacité de réaction nécrotique au stomate dans le cadre interspécifique.

C) Conclusion.

II. — Étude du mode de transmission héréditaire de la cause limitant l'expansion du mycélium de Plasmopara viticola dans les tissus de l'hôte.

A) Généralités.

B) Données générales sur l'analyse et l'interprétation des résultats d'hérédité quantitative.

C) Étude de croisements.

D) Conclusion de l'étude du mode de transmission héréditaire de la cause limitant l'expansion du mycélium de *Plasmopara viticola*.

CONCLUSION GÉNÉRALE

RÉSUMÉ

BIBLIOGRAPHIE

INTRODUCTION

Les rapports des champignons et des Phanérogames constituent un des aspects les plus importants du parasitisme dans le règne végétal. Par suite de la grande diversification des plantes supérieures, on constate souvent que pour un champignon parasite donné, ces rapports sont variables. Il y a en effet dans une famille, dans un genre ou dans une espèce de plantes des individus sur lesquels le champignon peut se développer et d'autres sur lesquels son développement est impossible ou plus ou moins difficile. Ce sont ces différences de comportement qui ont fait concevoir la notion générale de *résistance*.

La résitance de certaines plantes cultivées à certains champignons parasites a été étudiée depuis longtemps et utilisée par l'homme quand le traitement préventif des plantes contre ces agents pathogènes n'était pas réalisable.

Par contre, cette notion de résistance est apparue d'importance moins immédiate en ce qui concerne les parasites contre lesquels un traitement plus ou moins parfait a été rapidement mis au point.

C'est ce qui s'est passé pour le mildiou de la vigne (*Plasmopara viticola* (B. et C.) Berl. et de T.) qui est un champignon originaire de l'Amérique du Nord, introduit accidentellement en France dans la région de Bordeaux, lors de l'importation de vignes américaines, vers 1878.

Ce parasite a tout d'abord donné lieu a de nombreux travaux qui ont surtout intéressé sa biologie : G. Patrigeon (1887), P. Viala (1893), L. Ravaz (1914), et les méthodes de lutte en particulier à l'aide de produits cupriques : A. Millardet et U. Gayon (1887).

Au début de notre siècle, le problème de la résistance des vignes à ce parasite a fait l'objet d'observations et de travaux de sélection mais pas à proprement parler de travaux de recherche. C'est seulement au cours des vingt dernières années qu'ont été effectuées des études concernant les causes de la résistance des vignes au mildiou et leur mode de transmission héréditaire, dans le but de créer rationnellement des variétés de vigne résistantes donnant des produits dont la qualité soit satisfaisante. C'est surtout en Allemagne que le problème a été abordé. En France, quelques recherches ont été effectuées sur les causes de la résistance. Au Portugal on s'est surtout intéressé à la transmission héréditaire de la résistance. Aux États-Unis on ne s'est pas préoccupé de ces questions parce que le mildiou de la vigne n'a pratiquement aucune conséquence économique dans ce pays.

Par une revue de la bibliographie, nous allons montrer le point où en était le problème des causes de la résistance des vignes au mildiou et

de leur mode de transmission héréditaire en 1953, date à laquelle nous avons commencé notre travail.

En Allemagne, B. HUSFELD (1933) a étudié les causes de la résistance au *Plasmopara* à l'occasion de ses travaux sur leur transmission héréditaire.

Selon lui les causes seraient :

— Tout d'abord les nécroses qui se produisent dans les tissus des espèces résistantes, constituant ainsi une sorte de barrière à l'égard du mycélium du champignon. Cette hypothèse est basée surtout sur des observations macroscopiques effectuées sur des feuilles infectées mais HUSFELD ne donne aucune indication sur le mécanisme intime de la formation de ces nécroses et sur leur mode d'intervention comme cause de résistance.

— Ensuite la résistance serait également due à des substances du suc cellulaire qui gêneraient le développement du mycélium qui, en conséquence, aurait chez les espèces résistantes de plus faibles dimensions et moins de suçoirs. Pour cette deuxième cause, il s'agit d'une simple hypothèse sans qu'aucune vérification précise ait été tentée.

Les travaux de HUSFELD ont aussi porté sur la transmission héréditaire des causes de la résistance. Selon lui les causes qui amènent la mortification des tissus et le faible développement du mycélium dans les feuilles des espèces résistantes présenteraient une hérédité polyfactorielle.

Par suite des conditions climatiques peu favorables de l'Allemagne, les recherches de cet auteur n'ont mis en œuvre qu'un petit nombre d'espèces de Vitacées : *Vitis riparia* Michx., *V. rupestris* Scheele, *V. vinifera* L.. HUSFELD et ses collaborateurs poursuivent actuellement ces travaux sur cet ensemble de questions au Geilweilerhof, à Siebeldingen (Palatinat).

F. NYSTERAKIS (1943) a étudié plus récemment en France les causes de la résistance au *Plasmopara*. Il a examiné tout d'abord diverses hypothèses émises jusqu'à nos jours pour tenter d'expliquer la résistance.

— Il a vu que la concentration du suc cellulaire, l'acidité totale ou le pH du jus des feuilles ne sont pas en relation directe avec la résistance des vignes.

— Le jus des feuilles de vignes résistantes n'est pas toxique à l'égard du *Plasmopara*.

— La structure anatomique des feuilles des extrémités des rameaux est le plus souvent la cause de leur résistance tandis que celle des feuilles adultes ne joue aucun rôle à ce point de vue.

— La teneur en eau des feuilles, la qualité des principes nutritifs qu'elles contiennent ne sont pas en relation avec la résistance.

— Il n'a pas pu mettre en évidence « une suractivité synthétique » chez les cellules des tissus de variétés de *V. vinifera* L. pour justifier

leur sensibilité, ni une réaction cellulaire ayant comme résultat la production de tissus cicatriciels ou de composés chimiques capables d'enrayer l'extension du parasite chez les vignes résistantes.

— Il a expliqué la résistance des vignes américaines et de leurs hybrides par l'hypersensibilité de ces vignes résistantes, la pénétration du champignon provoquant la mort des tissus de l'hôte. Cette action léthale serait due, selon NYSTERAKIS, à des sécrétions toxiques du champignon qui sembleraient ne pas être de nature colloïdale. Les cellules des cépages résistants seraient plus immédiatement vulnérables aux sécrétions du parasite que celles des cépages sensibles et une vigne serait d'autant plus résistante qu'elle possède des cellules plus facilement attaquées par ces sécrétions.

Chez les cépages résistants, la mortification rapide des cellules autour du point d'infection circonscrit les progrès du mycélium en déterminant sa mort avant qu'il puisse arriver au point ultime de son développement. L'inégale résistance des cellules d'un hôte donné serait due à la différence de perméabilité de leur protoplasme aux sécrétions du parasite.

NYSTERAKIS a donné cette explication générale pour l'ensemble des vignes américaines ; il n'a, en fait, étudié que *V. riparia* Michx., V. *rupestris* Scheele, *V. Berlandieri* Planch. et certains de leurs hybrides avec *V. vinifera* L., ainsi que des hybrides interspécifiques complexes tels que 7053 Seibel et 12-375 Seyve-Villard.

Les travaux de cet auteur comme ceux de HUSFELD n'apportent pas d'informations bien nettes sur la dynamique des réactions nécrotiques qui se produisent chez les feuilles de Vitacées résistantes, pas plus d'ailleurs que sur les différences de comportement à l'égard du *Plasmopara* qui existent entre les espèces résistantes de cette famille. Ce dernier point est particulièrement important en ce qui concerne l'utilisation des résultats des recherches sur les causes de la résistance pour la conduite des travaux d'amélioration de la résistance des vignes cultivées.

G. MOREL (1948) a abordé les problèmes de la résistance au mildiou dans sa thèse sur la culture associée de parasites obligatoires et de tissus végétaux.

Il a tout d'abord mis au point la culture des tissus de vigne ainsi que la technique d'isolement aseptique du champignon et d'inoculation de ces cultures.

Relativement aux phénomènes de résistance, il a fait les constatations suivantes :

— Tout d'abord chez les *espèces sensibles* on réussit facilement l'infection de cals primitifs, mais sur cultures issues de repiquage on a une plus grande difficulté d'inoculation. Sur ces dernières cultures, la période d'incubation est plus longue et plus irrégulière, le feutrage des conidiophores (sporangiophores) est moins dense et ces organes moins grands et moins

ramifiés. Enfin, les colonies repiquées résistent mieux au champignon que les tissus des cals primitifs qui sont entièrement tués par le parasite au bout d'un mois et demi environ. En ce qui concerne *V. vinifera* L., il a opéré sur trois variétés (Chasselas, Carignan, Aramon) qui ont eu un comportement comparable. Le développement du *Plasmopara* se produit également bien sur *V. Arizonica* Engel.

— Ensuite chez les *espèces résistantes*, MOREL a constaté les faits suivants : chez *Vitis Davidii* Rom. et l'hybride interspécifique *Noah* (Riparia × Labrusca), la proportion de cultures infectées est très faible. Quand l'inoculation réussit il apparaît des petits bouquets de conidiophores peu ramifiés. Il n'a pu arriver à inoculer le mildiou aux tissus des autres espèces de vignes résistantes étudiées (c'est-à-dire observer sur eux la formation de conidiophores). Ces espèces sont V. *Cordifolia* Michx., V. *riparia* Michx, *V. rupestris* Scheele, V. *Coignetiae* Planch., *Parthenocissus quiquefolia* Planch. et *P. tricuspidata* Planch. qui ne sont cependant pas toutes immunes dans les conditions naturelles. Chez les espèces résistantes MOREL n'a pas signalé de formation de nécroses des tissus inoculés.

Au Portugal, M. C. P. COUTINHO (1950) a effectué à partir de 1943-44 des travaux ayant surtout trait à l'amélioration de la résistance au mildiou des vignes cultivées.

A l'égard de l'infection par le mildiou, il classe les vignes en trois catégories :

— les vignes « très sensibles » donnant des grandes taches lors des infections ;

— les vignes « résistantes » qui forment, lors des infections, des taches d'aspect identique mais beaucoup plus réduites en étendue ;

— les vignes « très résistantes » qui forment des nécroses quand elles sont infectées par le mildiou

Tout comme B. HUSFELD (1933), W. SCHERZ (1937) et E. BALDACCI (1944), cet auteur n'a pas rencontré de races ou biotypes de *Plasmopara viticola*.

Ce qui est le plus original dans le travail de COUTINHO, c'est l'affirmation de l'existence de degrés de résistance à l'intérieur de *V. vinifera* L ; il distingue chez cette espèce, tout au moins parmi les variétés du Portugal, six classes, malheureusement sans bien préciser les critères sur lesquels il se base pour le faire.

D'autres chercheurs ont également envisagé ces possibilités de résistance de la vigne européenne. B. HUSFELD (1933) et surtout W. SCHERZ (1937) et J. ZIMMERMANN (1950) ont essayé de voir si à l'intérieur de cette espèce sensible, il ne pouvait pas apparaître par mutation des types résistants, et si certaines de ses variétés ne possédaient pas des gènes qui, dans des combinaisons déterminées, pouvaient contribuer à la résistance.

***

Lorsqu'en 1953 nous avons entrepris dans le cadre de l'Institut National de la Recherche Agronomique des travaux concernant l'amélioration de la résistance des vignes au mildiou, nous avons tout d'abord été amené à étudier la distribution de la résistance dans la famille des Vitacées. Jusqu'à maintenant les auteurs qui s'étaient occupés des questions relatives aux causes de la résistance ne s'étaient adressés qu'à un nombre réduit de genres et d'espèces de cette famille. Les importantes collections dont nous disposons à l'École Nationale d'Agriculture de Montpellier et au domaine de Vassal nous permettaient d'effectuer des observations sur des bases plus larges dans le but de rechercher un matériel de départ important pour notre travail d'amélioration.

A cette occasion, nous avons pu nous rendre compte rapidement que les explications données par les différents auteurs en ce qui concerne la résistance au mildiou ne permettaient pas de comprendre les diverses manifestations de ce caractère chez tous les genres et espèces de Vitacées, ni de donner dans tous les cas une explication cohérente de son mode de transmission héréditaire. Nous avons pensé qu'il serait intéressant de reprendre l'étude des causes de la résistance à l'aide de techniques spéciales afin de pousser plus avant leur détermination, dans le but de permettre une étude plus détaillée et par là plus précise de leur comportement génétique, ces derniers résultats pouvant alors nous permettre d'asseoir nos travaux d'amélioration sur des bases plus solides.

L'exposé de notre travail comprend deux parties.

Dans la première partie nous étudions la manifestation et les causes de la résistance des espèces de Vitacées et de leurs hybrides au *Plasmopara viticola*. Nous donnons tout d'abord quelques indications sur la systématique des Vitacées et du genre *Plasmopara*. Ensuite nous exposons les modalités de l'infection par le mildiou. Nous donnons un aperçu de la réceptivité chez les Vitacées et chez quelques Angiospermes. Nous étudions après, les causes de la résistance et de la sensibilité au mildiou. Enfin nous envisageons pour terminer les modifications possibles de la réceptivité des vignes par suite, en particulier, du changement des conditions de milieu et des modifications de l'action parasitaire du champignon.

Dans la deuxième partie nous étudions le mode de transmission héréditaire des principales causes de la résistance au *Plasmopara viticola*, lors des croisements intraspécifiques et interspécifiques de Vitacées, et plus particulièrement dans le cas du croisement d'espèces résistantes avec l'espèce européenne très sensible *V. vinifera* L.

PREMIÈRE PARTIE

ÉTUDE DE LA RÉSISTANCE DES ESPÈCES DE VITACÉES ET DE LEURS HYBRIDES AU PLASMOPARA VITICOLA

CHAPITRE PREMIER

LA FAMILLE DES VITACÉES ET LE GENRE PLASMOPARA

Nous allons donner un bref aperçu de la systématique et de la répartition géographique de la famille des Vitacées ainsi que des espèces du genre *Plasmopara* qui les parasitent.

I. — FAMILLE DES VITACÉES

D'après J. E. PLANCHON (1887), P. VIALA et V. VERMOREL(1910) et A. REHDER (1949), la famille des *Vitacées* comprend plusieurs genres dont les espèces sont distribuées dans le monde entier.

Genre Ampelocissus Planch.

Ses espèces sont réparties dans presque toutes les régions chaudes, surtout en Afrique et en Asie tropicale. Il y a également une espèce à Timor et une en Australie ainsi que deux en Amérique centrale.

Genre Pterisanthes Blume.

Ses espèces sont trouvées en Malaisie, à Java, Sumatra et Bornéo.

Genre Clematicissus Planch.

Il ne comporte qu'une seule espèce qui vit en Australie occidentale.

*Genre Tetrastigma** (Miq.) Planch. (2n = 22,44,52) (1).

Ses espèces sont localisées dans l'Asie tropicale et subtropicale.

Genre Landukia Planch.

Il ne comprend qu'une seule espèce répandue en Asie tropicale, Malaisie et Tonkin, qui est parfois rattachée au genre *Parthenocissus* Planch.

(1) Pour chaque genre nous donnons les nombres chromosomiques lorsqu'ils sont connus.

(*) Les genres marqués d'un astérisque sont ceux pour lesquels des exemplaires ont pu être, jusqu'à ce jour, rassemblés en collection à Montpellier et sur lesquels nous avons pu étudier la résistance au *Plasmopara viticola*.

Genre Rhoicissus Planch.

Il est trouvé au Cap, en Afrique tropicale et dans le sud de l'Arabie.

*Genre Cissus** L. (2 n = 24, 26, 28, 32).

Ce genre se subdivise en trois sections.

— *Eucissus* Planch. dont les espèces vivent dans les deux mondes et en Australie.

— *Cyphostemma* Planch. dont les espèces vivent en Afrique tropicale.

— *Cayratia* Juss., Planch. dont les espèces vivent en Afrique, Asie et Australie.

*Genre Parthenocissus** Planch. (2 n = 40).

On rencontre ses espèces dans l'Asie tempérée, l'Amérique boréale orientale et au Mexique. Il a été introduit en Europe où il est utilisé comme plante ornementale.

*Genre Ampelopsis** Michx. (2 n = 40).

Son habitat est constitué par les parties tempérées de l'hémisphère Nord de l'Asie et de l'Amérique. Comme pour le genre précédent certaines de ses espèces sont utilisées en Europe comme plantes ornementales.

*Genre Vitis** L.

Ses espèces sont presque toutes originaires des régions tempérées de l'hémisphère boréal.

Le genre *Vitis* se subdivise en deux sections :

Muscadiniae Planch. (2 n = 40) originaire des zones chaudes et tempérées d'Amérique du Nord, avec les espèces suivantes :

— *V. rotundifolia* Michx. (Floride, Côte Sud des U. S. A. et Côte Est du Mexique).

— *V. Munsoniana* Simpson (Sud de la Floride).

— *V. popenoei* Fen. (Mexique).

Euvites Planch. (2 n = 38). On rencontre ses espèces en Amérique, en Asie et en Europe.

A. — Espèces américaines.

a) des zones tempérées.

1° Habitat situé dans la partie orientale du continent Nord-Américain :

— *V. Labrusca* L.

— *V. Lincecumii* Buck.

— *V. aestivalis* Michx.

— *V. bicolor* Leconte.

2° Habitat situé dans la partie centrale du continent Nord-Américain :

— *V. riparia* Michx.

— *V. rubra* Michx.

— *V. cordifolia* Michx.

— *V. Berlandieri* Planch.

— *V. cinerea* Engel.
— *V. candicans* Engel. (et Mexique septentrional).
— *V. rupestris* Scheele.
— *V. monticola* Buck.

3° Habitat situé dans la partie occidentale du continent Nord-Américain :

— *V. Californica* Benth.
— *V. Arizonica* Engel.

b) des zones chaudes.

1° Habitat situé dans les zones tempérées chaudes (de la Floride aux Bahama) :

— *V. coriacea* Shutt.
— *V. gigas* Fen.

2° Habitat situé dans les zones tropicales et équatoriales :

— *V. Bourgaeana* Planch. (Mexique).
— *V. caribaea* D. C. (du Mexique à l'Amérique du Sud).

B. — Espèces asiatiques.

a) des zones tempérées.

— *V. Amurensis* Rupr. (Japon, Mongolie, Sakhaline).
— *V. Coignetiae* Pull. (Japon, Sakhaline, Corée).
— *V. Thunbergii* Sieb. et Zucc. (Japon, Corée, Formose et Sud-Ouest de la Chine).
— *V. Romaneti* Rom. (Chine).
— *V. Piasezkii* Maxim. (Chine).
— *V. armata* Diels et Gilg. (Chine).
— *V. Wilsonae* Weitchii (Chine).
— *V. rutilans* Carr. (Chine).
— *V. Pagnucii* Rom. (Chine).
— *V. pentagona* Diels et Gilg. (Chine).
— *V. Romanetia* Carr. (Chine).
— *V. Davidii* Rom. (Chine).
— *V. flexuosa* Thunbg. (Corée, Inde, Nepal, Cochinchine).

b) des zones subtropicales.

— *V. Retordi* Rom. (Tonkin).
— *V. Balansaeana* Planch. (Tonkin).
— *V. lanata* Roxb. (Inde, Chine Sud et Birmanie).
— *V. pedicellata* Laws. (Himalaya).

C. — Espèce européenne.

— *V. vinifera* L. (2 n = 38, 57, 76).

Certaines espèces d'Euvites, notamment celles des zones tempérées américaines et *V. vinifera*, ont été, par suite de leur intérêt économique, introduites dans de nombreuses régions du monde où elles n'existaient pas à l'origine et où elles ont, dans certains cas, constitué de nouveaux peuplements naturels.

II. — GENRE PLASMOPARA SCHROETER

Les Vitacées sont attaquées par de nombreux champignons parmi lesquels un genre de Siphomycète Oomycète, le genre *Plasmopara*. Dans la bibliographie, on trouve citées plusieurs espèces ou races de *Plasmopara* parasites des Vitacées.

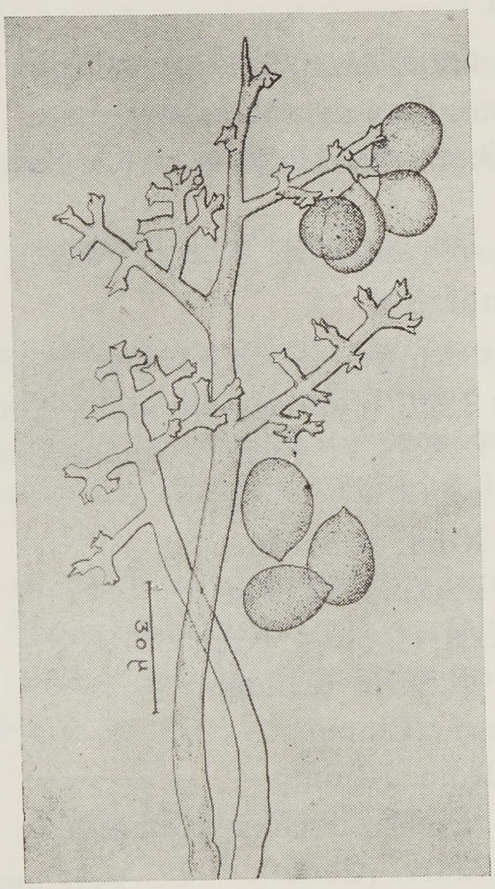


FIG 1. — Sporanges et sporangiophores de *Plasmopara viticola* (B. et C.) Berl. et de T. (d'après G. VIENNOT-BOURGIN).

Tout d'abord et surtout le *Plasmopara viticola* (B. et C.) Berl. et de T., originaire des états atlantiques et centraux de l'Amérique du Nord où il vit sur les espèces *V. Labrusca*, *V. aestivalis* et *V. cordifolia*.

Le *Plasmopara viticola* (fig. 1), introduit en Europe aux environs de 1878, y a pris depuis l'importance économique que l'on sait.

Les recherches effectuées en Allemagne, en Italie et au Portugal n'ont pas révélé chez cette espèce l'existence de races ou biotypes différents du point de vue physiologique ou morphologique. Nous aurons

d'ailleurs l'occasion de revenir sur ce problème au cours du présent travail.

Depuis peu de temps, V. SANTILLI (1956, 1957) a révélé qu'il existait dans l'ouest des U. S. A. une race de *Plasmopara viticola* différente de celle qui constitue le mildiou de l'est par son agressivité et la dimension de ses spores. En effet, le mildiou de l'est des États-Unis, c'est-à-dire celui que nous supposons avoir été introduit en Europe, attaque fortement *V. vinifera* et *V. Californica* tandis que le mildiou de l'ouest des U. S. A. attaque *V. Californica* mais pas *V. vinifera*.

A. PROCENKO (1946) a signalé qu'en Russie d'Asie, il existerait dans le bassin du fleuve Amour, un *Plasmopara Amurensis* attaquant le *V. Amurensis* et qui se distinguerait du *Plasmopara viticola* par des sporanges (conidies) de taille supérieure (20 μ-60 μ × 10 μ-26 μ, au lieu de 12 μ-30 μ × 8 μ-7 μ) et par des oospores souvent plus petites (26 μ-37 μ, au lieu de 30 μ-35 μ).

Enfin, récemment, N. P. GOLOVINA (1955) travaillant uniquement sur des échantillons d'herbier dont la récolte de certains remonte à la fin du siècle dernier, a prétendu qu'il existerait trois variétés de *Plasmopara viticola* différant les unes des autres par la forme et les dimensions de leurs sporangiophores et sporanges. L'auteur ne signale pas de comportement différentiel de ces variétés de *Plasmopara* à l'égard des espèces de Vitacées. Ces variétés seraient les suivantes (voir tableau I).

TABLEAU I

Variétés de Plasmopara viticola *distinguées par* N. P. GOLOVINA

Dénomination	Dimension en μ		Répartition géographique
	Sporangiophores	Sporanges	
Plasmopara viticola Berl. et de T. ..... var. americana (fig. 2)	300-500	8-25 × 8-20	Amérique Europe Asie
Plasmopara viticola Berl. et de T. ..... var. Amurensis (fig. 3)	250-300	11-20 × 11-15	Extrême-Orient
Plasmopara viticola Berl. et de T. ..... var. parthica (fig. 4)	120-300	20-40 × 16-27	Asie Centrale

GOLOVINA fait remonter ces trois variétés à une origine commune constituée par un type archaïque existant durant les périodes pré-glaciaires. Après la division des continents et la différenciation des zones climatiques, la diversification des espèces de vigne se serait accompagnée de celle du *Plasmopara viticola*. Cela revient à dire que ce champignon parasite de la vigne n'aurait pas actuellement qu'une origine américaine.

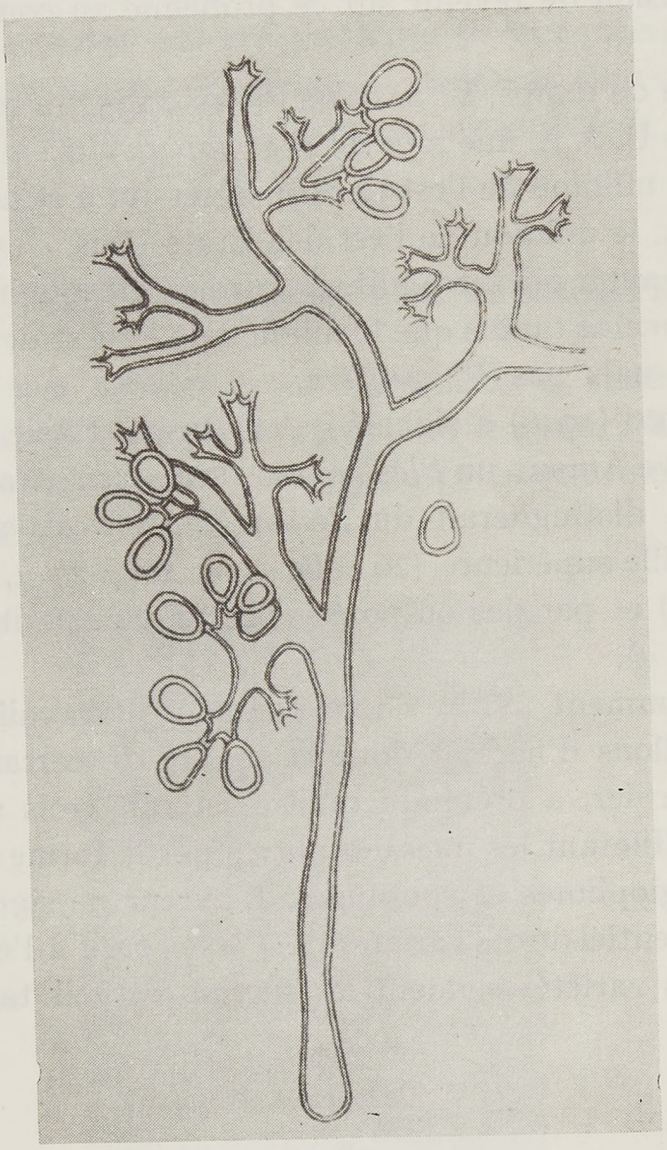


FIG.2. — Sporanges et sporangiophore de *P. viticola* var. *americana* (d'après N. P. GOLOVINA).

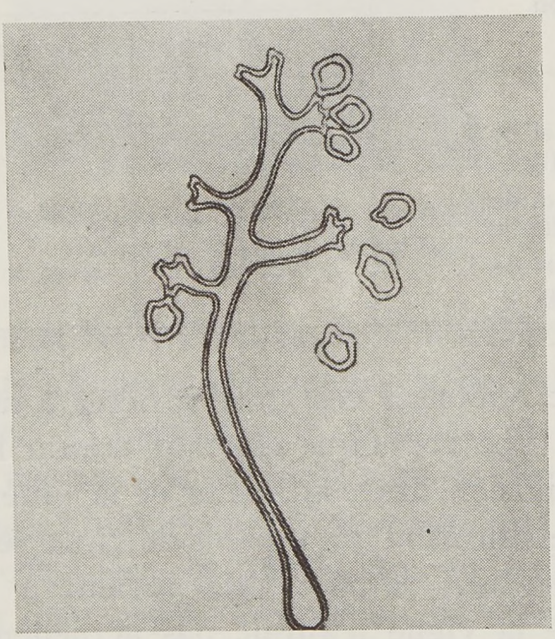


FIG. 3. — Sporanges et sporangiophore de *P. viticola* var. *Amurensis* (d'après N. P. GOLOVINA).

Il est difficile de fixer la valeur que l'on peut attribuer à ce travail, effectué seulement sur des échantillons d'herbier et dont certaines conclusions reposent sur des hypothèses impossibles à vérifier.

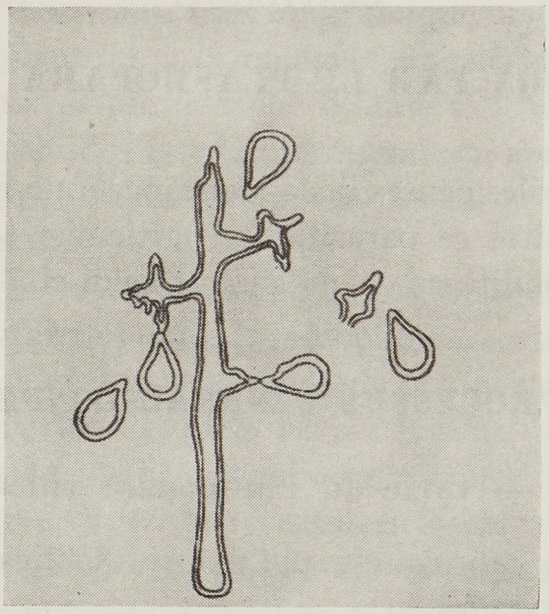


FIG. 4. — Sporanges et sporangiophore de *P. viticola* var. *parthica* (d'après N. P. GOLOVINA).

Nos recherches ont porté uniquement sur le *Plasmopara viticola* européen, c'est-à-dire le mildiou de l'est des États-Unis, qui avait encore il y a un peu moins d'un siècle un habitat localisé. Nous aurons l'occasion de voir que les Vitacées résistantes à ce champignon sont loin d'être originaires des mêmes contrées que lui.

CHAPITRE II

L'INFECTION PAR LE PLASMOPARA VITICOLA

Avant d'étudier les causes de la résistance à un parasite, il est nécessaire de bien connaître ce parasite, en particulier son cycle d'infection et l'influence des conditions de milieu sur celui-ci.

I. — PROCESSUS GÉNÉRAL D'INFECTION

A. — Cycle du Plasmopara viticola.

Le *Plasmopara viticola* est un parasite obligatoire dont le cycle comporte différents stades.

Les *zoospores* sont les éléments infectieux du champignon qui pénétrent à l'intérieur des tissus végétaux. Ces zoospores sont produites ou bien par des *sporanges de germination* appelés communément *macroconidies* provenant eux-même *d'oospores* ou « *œufs d'hiver* », ou bien par des sporanges appelés communément *conidies* portés par des *sporangiophores* ou *conidiophores* émis sur les organes parasités. On parlera de *contamination* lorsque l'infection se produit naturellement et d'*inoculation* lorsqu'elle est provoquée artificiellement.

Une attraction, que l'on suppose due à un chimiotactisme, est exercée par les stomates sur les zoospores qui viennent s'y fixer. Selon L. RAVAZ (1914) ce serait l'oxygène qu'ils dégagent qui les attirerait. S'il en était ainsi, les stomates de la plupart des plantes devraient pouvoir attirer les zoospores. Dans nos essais d'inoculation de diverses Angiospermes cela ne s'est pas vérifié. En effet, nous avons vu que sur les feuilles de certaines plantes, il n'y avait aucun rassemblement des zoospores aux stomates (ex. *Tradescantia Albiflora* Kunth. *Plantago lanceolata* L., *Solanum lycopersicum* L., etc..) tandis que chez d'autres celui-ci se produisait (ex. *Morus alba* L., *Sambucus nigra* L., *Syringa vulgaris* L. etc.).

Nous avons également constaté, au cours d'inoculations de feuilles isolées en survie en boîte de Pétri, que les mucilages apportés par les sporanges (conidies) rendaient le limbe de ces feuilles plus facilement mouillable, favorisant ainsi la réussite de l'infection.

Après la pénétration du tube germinatif des zoospores dans les stomates, il s'écoule un certain temps au terme duquel apparaissent des symptômes de maladie. C'est ainsi que chez les espèces résistantes, il

apparaît habituellement des nécroses localisées aux stomates ou d'étendue plus importante. Cette apparition du premier type de nécroses peut être constatée un peu moins de vingt-quatre heures après le début de l'infection. Chez les espèces sensibles, *V. vinifera* L. en particulier, il apparaît au bout d'un temps beaucoup plus long, uniquement lorsque les feuilles sont attenantes à la plante et pas trop âgées, une décoloration du limbe qui prend un aspect jaune livide (« tache d'huile »). Chez certaines espèces et surtout chez les hybrides issus du croisement entre *V. vinifera* et des vignes résistantes, il peut à la fois apparaître des nécroses et des décolorations en « tache d'huile ».

Lorsque toutes les conditions requises sont réalisées chez l'hôte et dans le milieu, les sporangiophores (condiophores) sortent par les stomates des organes infectés. Ces organes du champignon sont porteurs de sporanges (conidies) à partir desquels se produisent des infections. Seules les espèces très résistantes sont incapables d'émettre des sporangiophores. Dans le cas des autres types de résistance, la sortie est plus ou moins importante, les sporangiophores sont plus ou moins bien garnis en sporanges, mais on arrive toujours, au moins par séjour des feuilles en chambre humide, à obtenir leur émission.

Quand certaines conditions, encore mal précisées, sont remplies par l'hôte et le milieu extérieur, le champignon forme alors des oospores ou « œufs d'hiver » qui constituent sa forme principale de conservation pendant la période de repos de la végétation et à partir de laquelle se produisent les premières contaminations au cours de l'année suivante. Dans le sud de la France, ces conditions favorables à la formation des œufs d'hiver sont rencontrées en plein champ surtout au cours de l'automne, pendant le mois d'octobre lorsque le minimum de température journalier en plein air descend au voisinage de zéro degré centigrade. Nous avons tout de même réussi à obtenir des oospores dès les mois de mars et avril, dans les conditions de serre, à des températures de l'ordre de 25 à 30°, en inoculant des plants de vigne successivement un grand nombre de fois, jusqu'à l'épuisement de leur feuillage qui se traduit par un jaunissement et des dessiccations analogues à ceux que l'on observe dans la nature en automne.

B. — Seuil numérique d'infection.

E. Gäumann (1950) a défini le seuil numérique d'infection d'une maladie comme étant le nombre d'unités parasitaires nécessaires pour établir une infection dans des conditions favorables. Dans le cas du mildiou de la vigne si l'eau persiste assez longtemps sur les feuilles pour que les sporanges germent et que les zoospores se fixent aux stomates, on peut dire que le seuil numérique d'infection dépend de trois facteurs :

— *de l'âge des sporanges* : ceux-ci perdent en effet rapidement leur

vitalité surtout par temps sec. Selon RAVAZ (1914) leur durée de vie serait à peine de cinq jours, même en milieu humide;

— *de l'attraction chimiotactique des stomates à l'égard des zoospores* : nous verrons plus loin que le nombre de stomates où se fixent des zoospores ainsi que le nombre de zoospores par stomate sont très variables selon l'espèce considérée ;

— *du degré de sensibilité ou de résistance des espèces* : chez les espèces sensibles, il n'est pas besoin d'un grand nombre de sporanges pour que l'infection réussisse. Un seul peut suffire car pour le *Plasmopara viticola*, la probabilité de l'attaque (1) et l'efficacité pathogène (1) sont grandes. On peut même dire que dans certains cas, par éclaboussure d'eau contenant des zoospores en mouvement, une seule zoospore suffit pour provoquer une infection sur les feuilles d'une espèce.

Sur des espèces résistantes, pour que l'infection puisse arriver jusqu'au stade émission des sporangiophores, le seuil numérique doit être plus élevé à cause de l'arrêt de développement que subissent certains tubes germinatifs de zoospores peu après leur pénétration dans les stomates.

C. — Voies de l'infection.

Les modes d'entrée du *Plasmopara viticola* chez les Vitacées sont les suivants :

a) Entrée par les surfaces intactes.

— *Feuilles* : nous avons effectué des essais d'inoculation par la face supérieure des feuilles d'une variété de *V. vinifera*, la Murette, très sensible au mildiou, en utilisant la technique de culture du mildiou sur feuille isolée en survie en boîte de Pétri. Ils n'ont jamais été couronnés de succès.

— *Stigmates* des fleurs (voir plus loin, entrée par des organes spéciaux).

— *Cals de tissus* : MOREL (1948) a signalé la possibilité d'infection des cultures de tissus de vigne *in vitro* (tiges, racines) en déposant des sporanges sur celles-ci. Les zoospores forment un tube germinatif qui s'immisce entre les cellules et qui donne un mycélium intercellulaire susceptible de produire lui-même des sporangiophores et un mycélium aérien. Nous avons effectué de telles inoculations dont nous donnons plus loin les résultats.

b) Entrée par les ouvertures naturelles.

L'infection par le *Plasmopara viticola* se fait habituellement par les stomates qui, en principe, sont ouverts à la lumière et fermés à l'obscurité, mais pas toujours complètement.

(1) Termes usités par GÄUMANN (1950).

Les zoospores de *Plasmopara* nagent tout d'abord dans la gouttelette d'infection au moyen de leurs flagelles. Un certain nombre d'entre elles sont attirées par des stomates autour desquels elles font des mouvements de plus en plus resserrés. Attirées ou non par des stomates, elles finissent par arrêter leur mouvement, s'arrondir et s'entourer d'une membrane. Dans des conditions favorables, un tube germinatif est émis douze minutes après.

Au cours d'une série d'observations, effectuées à l'aide de la technique de coloration des zoospores par l'érythrosine en solution à 2 p. 100, nous avons pu constater les faits suivants sur des inoculations de feuilles isolées en survie en boîte de Pétri.

— Dans une gouttelette d'eau bidistillée déposée sur la face inférieure d'une feuille et où l'on a introduit des sporanges, toutes les zoospores ne sont pas attirées par des stomates; un grand nombre demeurent en suspension dans la gouttelette et y produisent un tube germinatif.

— Les stomates où se sont fixées des zoospores sont, en général, beaucoup moins nombreux que les stomates qui n'en attirent pas (voir tableau II). Les proportions varient d'ailleurs avec les espèces de plantes considérées.

TABLEAU II

Comportement des zoospores de Plasmopara viticola *à l'égard des stomates.*

Espèces et Variétés	Pourcentage de stomates présentant :				
	0 zoospore	une zoospore	deux zoospores	trois zoospores	quatre zoospores
Viburnum tinus	65	28	5	2	
Morus alba	81	19			
Sambucus nigra	40	54	6		
Fraxinus excelsior	74	26			
Syringa vulgaris	88	12			
Laurus nobilis	72	26	2		
Acer Monspessulanum	49	17	22	9	3
Vitis rotundifolia	87	12	1		
Cissus quadrangularis	18	41	30	9	2
Vitis rubra	73	21	5	1	
Vitis riparia	53	42	4	1	
Ampelopsis brevipedunculata (Coll. ENAM XIX A 6)	80	20			
V. Berlandieri	04	27	9		
Ampelopsis micans (Coll. ENAM XIX B 6)	82	14	4		
V. rupestris var. du Lot	33	33	9	22	3
V. vinifera:					
— très jeune feuille (rang 1)	69	25	6		
— jeune feuille (rang 3)	79	19	2		
— feuille adulte	73	13	7	7	

Acer monspessulanum L., *Sambucus nigra* L., *Cissus quadrangularis* L., et *Vitis rupestris* Scheele sont des espèces où le nombre de stomates pénétrés par le tube germinatif des zoospores est très élevé.

Il peut se fixer plus d'une zoospore par stomate, jusqu'à 4 chez certaines espèces. Nous verrons plus loin que chez des feuilles de *V. vinifera* L., gorgées d'amidon et de pigments, c'est-à-dire présentant du rougeau physiologique ou de la flavescence, on peut trouver jusqu'à 14 zoospores attirées par un seul stomate.

— Enfin dans le cas de *V. vinifera*, nous avons effectué des comptages de stomates pénétrés par une ou plusieurs zoospores sur des feuilles d'âge différent (voir tableau II). Un test χ^2 d'homogénéité effectué entre les données correspondant à chaque type de feuille et l'ensemble des données correspondant aux trois types de feuilles a donné les résultats suivants (voir tableau III).

TABLEAU III

Comparaison du phénomène d'attirance des zoospores de Plasmopara viticola *chez des feuilles de* V. vinifera *de rang différent sur le rameau.*

Test d'homogénéité entre l'ensemble des données et les données relatives à la :	Valeur du χ^2	Probabilité au seuil 0,05	Signification
très jeune feuille	4,67	# 0,20	non significatif
jeune feuille	4,49	0,20 < P < 0,30	non significatif
feuille adulte	12,30	< 0,01	significatif

Il semble que chez la feuille adulte les stomates qui attirent deux et trois zoospores soient plus nombreux.

L'entrée par les stomates peut s'effectuer sur tous les organes qui en sont porteurs :

Rameaux herbacés.

Face inférieure des feuilles.

Inflorescences :

— par les pétales des fleurs,

— par les pédoncules des boutons floraux.

Fruit :

— par le bourrelet du pédoncule des baies,

— par la pellicule des baies : dans ce cas le nombre de stomates est très faible (une trentaine chez *V. vinifera*) (1). Cette possibilité d'infection n'a jamais été vérifiée jusqu'à présent.

c) **Entrée par les organes spéciaux.**

Stigmates des fleurs : nous avons observé au cours de travaux d'hybridation, qu'il y avait possibilité de contamination des ovaires à

(1) Communication orale du Professeur A. ARNOLD en 1953. Bundesforschungsanstalt für Rebenzuchtung, Geilweilerhof, Siebeldingen, Pfalz, Allemagne.

la suite de la germination des sporanges dans la gouttelette de suc qui est sécrétée par le stigmate au moment de la floraison.

Le tube germinatif émis par les zoospores doit pouvoir s'immiscer facilement entre les parois des cellules du stigmate et le mycélium qui en résulte doit pouvoir descendre dans le style.

d) Entrée par les blessures.

Selon GÄUMANN (1950) la pénétration du *Plasmopara* pourrait s'effectuer sur la face supérieure des feuilles grâce aux craquelures accidentelles de la cuticule. Au cours de plusieurs essais, nous n'avons pas pu arriver à réussir l'inoculation de cette façon.

D. — Colonisation de l'hôte.

a) Méthode de colonisation.

Le mildiou de la vigne est un « biotrophe » (1) qui, peu de temps après la germination des zoospores, est constitué par un mycélium prenant les matériaux nécessaires à son développement directement dans les cellules de l'hôte qui l'héberge.

b) Voies de colonisation.

Ce mycélium intercellulaire n'a aucun comportement différentiel envers les tissus de l'hôte sauf quand l'épaisseur des parois de leurs cellules l'empêche de se glisser dans les vides intercellulaires. Par exemple, les tissus de soutien des nervures des feuilles et les tissus lignifiés des rameaux et des pédoncules de grappes arrêtent l'expansion du mycélium.

c) Vitesse d'extension.

La vitesse d'extension du mycélium du *Plasmopara* chez l'hôte varie avec les facteurs suivants :

— *la température* : la croissance du champignon ne s'effectue qu'entre certaines limites de température : 10-12° et 30° (J. BRANAS, 1953). Des températures élevées favorisent l'extension rapide du mycélium.

— *les organes infectés et en particulier leur âge* : on constate que le mycélium s'étend plus vite dans les organes jeunes que dans les tissus plus âgés. Cette différence est en grande partie due à l'existence de tissus barricades chez les tissus âgés. Ces obstacles sont les tissus à parois épaisses et espaces intercellulaires très petits.

— *le degré de résistance de l'hôte* : c'est ainsi que dans les cultures de tissus de tige d'espèces plus ou moins résistantes, la vitesse d'extension

(1) Terme usité par GÄUMANN (1950).

du mycélium intercellulaire à partir d'un point d'infection donné, situé sur la surface du cal, est plus lente chez les plantes résistantes que chez les plantes sensibles, et ceci à la fois :

— dans le cal néoformé,
— dans la tige qui le porte,
— dans les racines qui ont pu naître sur ces organes.

Sur ces mêmes cultures de tissus la rapidité d'extension du mycélium aérien sur la surface du cal est, puisqu'elle est liée à la rapidité d'extension du mycélium intercellulaire, fonction également de la résistance de l'hôte à partir duquel on a effectué la culture de tissus.

d) Importance de l'infection.

Sur le feuillage l'infection reste en général *locale* et s'étend peu. Ce n'est que dans des cas exceptionnels que tout l'organe est atteint : feuilles très jeunes et très turgescentes. Habituellement les nervures constituent très vite des obstacles infranchissables par le mycélium.

Pour les inflorescences, l'infection générale de tout l'organe est habituelle parce que les tissus ligneux du pédoncule ne sont pas très développés. Après la floraison l'envahissement de la grappe est plus limité par suite de l'importance qu'ont acquise ces tissus.

Dans le cas des cultures de tissus d'espèces plus ou moins résistantes, on constate que l'infection se généralise plus ou moins rapidement à l'ensemble du cal, au fragment de rameau qui a donné naissance à ce dernier, et aux racines qui ont pu se développer après la mise en culture.

II. — INFLUENCE DES CONDITIONS DE MILIEU SUR L'INFECTION

Comme l'a signalé GÄUMANN (1950), pour une maladie de plante « les conditions de milieu influencent non seulement l'intensité de l'activité du parasite, mais également l'intensité de la réaction de l'hôte ». On ne peut donc étudier les causes de la résistance au *Plasmopara viticola* sans connaître d'une façon précise l'action sur l'infection des conditions de milieu, en particulier celles qui sont d'ordre climatique.

Par suite de leur importance pour la lutte contre le *Plasmopara*, ces problèmes ont donné lieu à de nombreuses études. Nous nous contenterons de signaler les points qui sont importants pour notre travail sur les causes de la résistance, ainsi que les remarques que nous avons pu effectuer.

Nous envisagerons successivement l'influence des conditions de milieu sur :

— la contamination ou l'inoculation ;
— l'inoculation et l'éclosion des symptômes de la maladie ;
— l'apparition des sporangiophores.

A. — Influence des conditions de milieu sur la contamination ou l'inoculation.

La contamination (ou l'inoculation) est la période qui s'écoule depuis le moment où les sporanges donnent des zoospores jusqu'au moment où l'infection est définitivement établie.

a) Influence de l'humidité.

Elle agit à la fois sur le parasite et sur l'hôte.

Action sur le parasite. Habituellement, pour que l'infection se produise, les sporanges doivent séjourner dans l'eau pendant un certain temps. BALDACCI (1944) a étudié la variation du pourcentage de contamination en fonction du temps. Il a constaté que la période minimum de séjour de l'eau sur la feuille, pour que l'infection s'établisse, est de 1 heure 10 minutes à 22°C. Il est en accord avec les observations antérieures effectuées par RAVAZ (1914).

Certains auteurs : GÄUMANN (1950), STELLWAAG (1954) déclarent que lorsque l'air est très humide, les sporanges peuvent germer en donnant directement un tube germinatif surtout à des températures de l'ordre de 30°. Ces faits sont niés par BALDACCI (1944). Tout comme ce dernier auteur, nous n'avons jamais pu observer cela.

Action sur l'hôte. Selon GÄUMANN (1950), après la germination des sporanges et la pénétration des zoospores dans les stomates, l'infection des jeunes feuilles d'espèces sensibles nécessiterait au minimum 70 à 80 p. 100 d'humidité, tandis que l'infection de feuilles adultes nécessiterait par contre 80 à 100 p. 100.

b) Influence de la température.

On considère habituellement que dans les infections la température joue un rôle moins important que l'humidité ; elle n'a qu'un effet différenciateur conditionnant un retard ou une accélération du déroulement du cycle du parasite.

Son influence sur le parasite porte :

— *sur la vitesse de germination des sporanges* : la température accroît la vitesse de germination des sporanges. A partir de 29° cette germination ne se produit plus.

Divers auteurs : Ravaz (1914), Muller et Sleumer (1934), Maier (1941), Stellwaag (1954), ont établi la courbe de germination des sporanges en fonction de la température (voir fig. 5).

— *sur le mode de germination des sporanges* : jusqu'à 29° les sporanges ne germent que dans l'eau en donnant des zoospores, mais d'après Gäumann (1950) et Stellwaag (1954), dans l'air humide à 30°, ils peuvent germer directement en formant un tube germinatif.

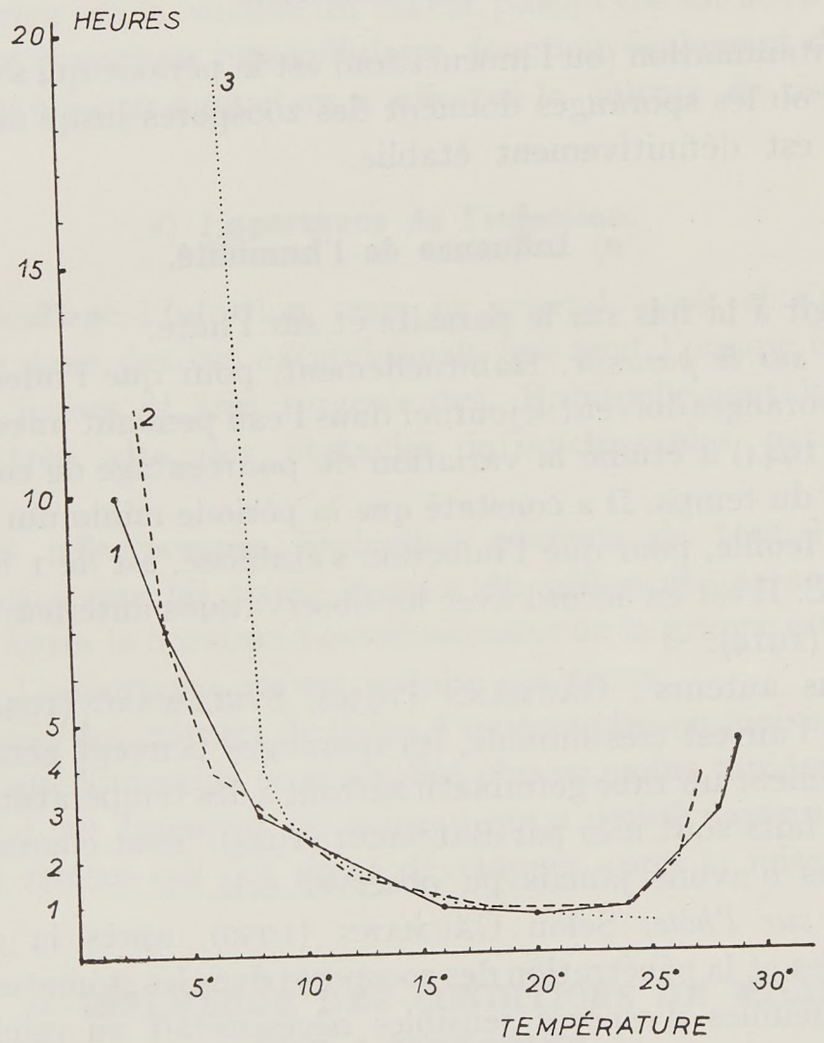


Fig. 5. — Influence de la température sur la vitesse de germination des sporanges : 1 courbe établie par Stellwaag ; 2 courbe établie d'après les données de Muller, Sleumer et Maier ; 3 courbe établie par Ravaz

— *sur la durée de vie des zoospores* : d'après Arens (1929) les zoospores restent viables pendant une plus longue période aux basses températures. Elles se meuvent 20-28 heures à 6-7°C, 10 à 16 heures à 15°C, 4 à 10 heures à 20-22°C, 2 à 3 heures à 27°, 15 à 60 minutes à 32°.

c) **Influence de la lumière.**

La lumière ne paraît pas avoir une grande influence sur l'inoculation ou la contamination parce que, même la nuit, tous les stomates ne sont pas complètement fermés et il y a donc possibilité d'infection.

d) Influence du pH.

Les sporanges paraissent être peu influencés par le pH du milieu. NYSTERAKIS (1943) signale en effet qu'il a pu en faire germer dans du jus de feuilles de *Riparia* et de 12 375 *S. V.* dont le pH était de 2 à 3. On sait également que les sporanges germent dans l'eau de pluie à pH 5, 2 d'après BRANAS, BERNON et BELLET (1942). Enfin, quand cette eau de pluie est en contact avec la feuille, GAUMANN (1950) signale qu'elle a toujours une réaction légèrement alcaline (pH 7,2 à 7,8), par suite de la diffusion de sels au cours de la transpiration de la plante.

B. — Influence des conditions de milieu sur la période s'étendant entre la contamination (ou l'inoculation) et l'apparition des premiers symptômes de la maladie.

Ces premiers symptômes sont variables selon la résistance ou la sensibilité des plantes hôtes.

Chez les espèces résistantes, il consistent habituellement en des nécroses stomatiques et péristomatiques qui apparaissent au bout d'un *temps de latence* relativement court (20 heures environ).

Chez les espèces sensibles, comme *V. vinifera* par exemple, la présence du champignon dans les feuilles se manifeste beaucoup plus tard, après une *période d'incubation* de plusieurs jours, par l'apparition de zones décolorées le plus souvent circulaires, à bords estompés et appelées « taches d'huile ».

Nous allons voir quelle est l'action des facteurs du milieu sur ces deux périodes.

a) Influence de la température.

Nous avons constaté (voir plus loin) que la température n'a pas d'influence marquée sur la vitesse d'apparition des nécroses stomatiques et péristomatiques chez les espèces résistantes : le temps de latence est toujours de 20 heures environ.

Par contre le moment d'apparition de la « tache d'huile » chez une espèce très sensible, telle que *V. vinifera*, est considérablement influencé. D'une manière générale, plus la température est relativement élevée, plus la durée de la période d'incubation est courte (voir fig. 6). Il semble que la période d'incubation la plus courte que l'on puisse observer est de 4-5 jours ; à Montpellier, en plein air, elle est habituellement de 7 jours, mais par temps froid elle peut facilement atteindre 10 jours.

b) Influence de l'humidité.

Celle-ci est nulle sur les espèces résistantes. Par contre, certains auteurs ont prétendu qu'un degré hygrométrique élevé diminuait la durée de la période d'incubation chez *Vitis vinifera*. Nous n'avons jamais observé une telle chose, la température paraissant seule intervenir pour augmenter ou diminuer la durée de la période d'incubation.

Nous avons cependant constaté que dans certains cas, chez les espèces très sensibles, le symptôme de la fin de la période d'incubation, c'est-à-dire l'aspect « tache d'huile » n'apparaissait pas. Ceci a été occasionnel en

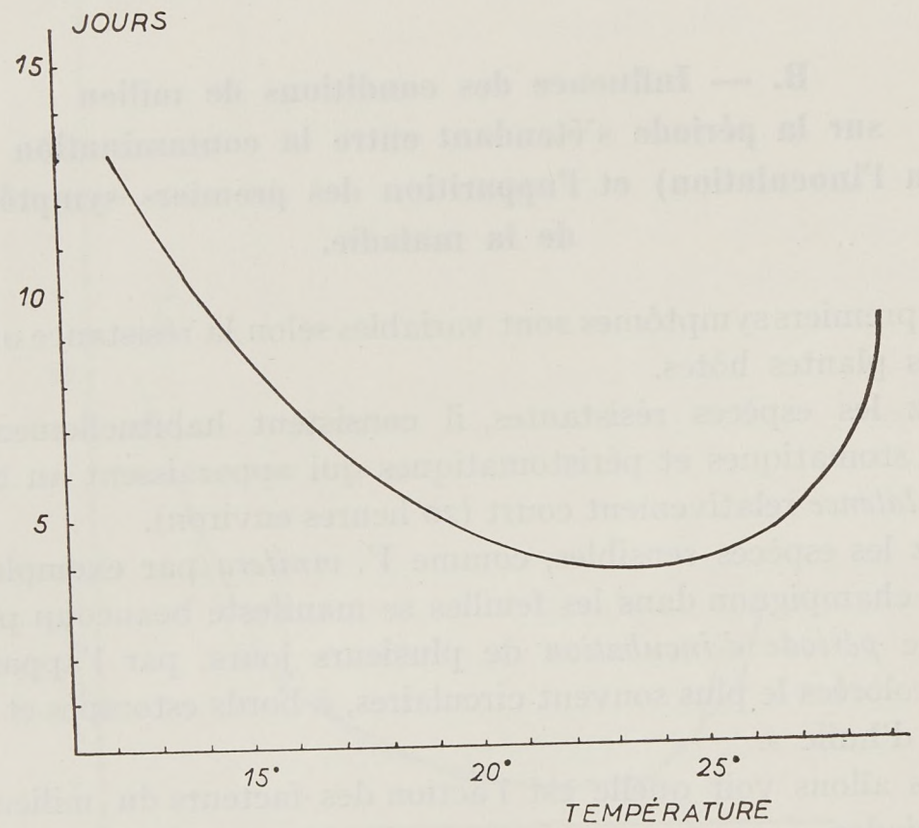


FIG. 6. — Action de la température sur la durée des périodes d'incubation et stérile du *Plasmopara viticola* lors de l'infection de feuilles de *V. vinifera*.

plein champ au cours de journées à degré hygrométrique de l'air très élevé : les sporangiophores étaient apparus sans que l'on constate de décoloration caractéristique du limbe. Par contre l'absence de tache d'huile est constante lors des inoculations de feuilles isolées en survie en boîte de Pétri, cas où également le degré hygrométrique est très élevé.

C. — Influence des conditions de milieu sur la durée de la période stérile et sur l'émission des sporangiophores.

La période stérile va depuis le moment de la contamination (ou de l'inoculation) jusqu'au moment de l'apparition des sporangiophores.

La température, l'humidité et la lumière ont une influence marquée

sur la durée de la période stérile. Celle-ci paraît par contre être indépendante du degré de résistance ou de sensibilité de l'hôte. Au cours de nombreuses infections sur des feuilles isolées en survie en boîte de Pétri, en étuve à 24°, nous avons constaté une seule fois des différences entre espèces. En effet, le début d'apparition des sporangiophores sur *Ampelopsis orientalis* Planch. (coll. E.N.A.M, XIX B-4) s'est produit trois jours après l'inoculation, alors que pour les autres espèces celui-ci avait lieu quatre jours après le début de l'infection.

a) **Influence de la température.**

Tout comme la période d'incubation, la période stérile a une durée étroitement liée à la température de l'air (voir la courbe établie par MULLER et SLEUMER, 1934, fig. 6).

Au cours des inoculations de feuilles isolées en survie en boîte de Pétri nous avons observé des durées analogues avec un minimum de 4 jours à partir de 22°.

b) **Influence de l'humidité.**

L'humidité de l'air est le facteur qui a l'action la plus importante sur la période stérile.

Chez les plantes sensibles, si à la fin de la période d'incubation le degré hygrométrique de l'air n'est pas suffisamment élevé (92-95 au minimum), l'apparition des sporangiophores ne se produit pas.

Chez de nombreuses espèces et hybrides d'espèces résistants, la sortie des sporangiophores s'observe rarement en plein champ ou bien elle est très faible ; elle est un peu plus importante si les feuilles demeurent dans une atmosphère très humide suffisamment longtemps (pépinières irriguées, chambre humide). De plus chez certaines espèces résistantes, lorsque le degré hygrométrique de l'air est peu élevé, les tissus où se développe le mycélium peuvent, par suite de leur transpiration plus importante, se dessécher complètement et entraîner la mort du champignon. Nous verrons plus loin que c'est par exemple ce qui se passe fréquemment chez *V. rupestris* dans le courant de l'été.

c) **Influence de la lumière.**

La sortie des sporangiophores s'effectue exclusivement la nuit. Nous ne l'avons jamais observée pendant la journée, même sur des feuilles isolées en survie en boîte de Pétri.

CHAPITRE III

TECHNIQUES

I. — CONTAMINATION ET INOCULATION DES PLANTES

Au cours de nos recherches, l'infection des Vitacées par le *Plasmopara viticola* a été réalisée de plusieurs façons.

A. — Infections de plein champ.

Nous avons tout d'abord étudié la résistance ou la sensibilité au mildiou dans des collections établies en plein champ, les années où le parasite intervenait durant la période de croissance des plantes ou au cours de l'automne. Des observations intéressantes ont pu également être effectuées en pépinières irriguées où le mildiou d'arrière-saison intervient presque tous les ans.

Cependant, l'observation directe de la résistance dans la nature, par trop soumise aux conditions climatiques, n'était pas suffisante pour le travail que nous avions entrepris.

B. — Infections contrôlées de feuilles.

Nous avons pu étudier plus facilement la résistance des Vitacées en pratiquant des cultures de *Plasmopara* sur feuilles.

Pour cela il faut disposer d'une source de sporanges, ce qui ne présente pas de difficultés lorsque se produisent des infections en plein champ. Mais si on désire réaliser des inoculations sur des plantes cultivées en serre pendant le repos de la végétation de la vigne établie en plein air, on prépare alors la source de sporanges de *Plasmopara* de la façon suivante.

On part d'oospores (ou « œufs d'hiver ») formés à l'automne dans les feuilles infectées par le mildiou, lorsque les minima de température journaliers voisinent zéro degré centigrade. On en trouve en grande quantité dans les feuilles des hybrides interspécifiques de vigne assez peu résistants au mildiou et qui présentent de nombreuses atteintes à cette époque de l'année. Ces feuilles sont placées entre des lits de sable grossier, dans des pots, en plein air.

Des fragments de feuilles de quelques millimètres carrés de surface, renfermant de telles oospores sont, après lavage pour éliminer le sable,

placés dans des boîtes de Pétri en Pyrex contenant un peu d'eau bidistillée. Ces boîtes sont mises à l'étuve à 20°.

Au bout d'un certain nombre de jours, variable selon le moment de l'année (5-6 jours en février-mars), on aperçoit, lors de l'examen au microscope, la formation de sporanges de germination (macroconidies) ne tardant pas à libérer un certain nombre de zoospores.

Dès l'apparition des premières macroconidies, on dispose les fragments de feuilles renfermant des oospores en voie de germination dans des gouttelettes d'eau bidistillée sur des feuilles de *V. vinifera*, l'espèce européenne très sensible ; ces feuilles peuvent être attenantes à un rameau d'une souche ou bien isolées en survie. Il faut que les gouttes d'eau dans lesquelles sont placés les fragments de feuilles persistent de 12 à 24 heures pour que l'inoculation ait les plus grandes chances de réussite. Au bout de 7 jours, en plaçant ces feuilles ainsi inoculées, dans des conditions de chambre humide, on obtient des sporangiophores chargés de sporanges à partir desquels on peut réaliser de nouvelles inoculations.

Les infections contrôlées de feuilles, à partir de la source de sporanges dont on dispose, peuvent être effectuées soit sur des feuilles attenantes à la plante, soit sur des feuilles détachées et isolées en survie.

a) Infections sur feuilles attenantes à la plante.

On peut réaliser très facilement l'inoculation en recouvrant une plante entière ou un seul de ses rameaux avec un voile de polyéthylène après avoir pulvérisé sur le feuillage (et même sur les grappes quand on veut étudier leur comportement) une suspension de sporanges dans de l'eau bidistillée ou de l'eau de pluie.

On peut également infecter des feuilles attenantes à un rameau en les faisant tremper, durant une période de trois à douze heures, dans un vase en Pyrex (bécher, boîte de Pétri) contenant une suspension de sporanges.

Lorsqu'on ne dispose que d'une faible quantité de spores, on peut effectuer des infections sur feuille attenante en utilisant le procédé de la microchambre (R. de Marneffe et R. Delhaye, 1953). Celle-ci est constituée par un fragment de tube en matière plastique dont les bords sont imprégnés de pâte à modeler. On applique un côté de la microchambre contre la face inférieure de la feuille ; on dispose à l'intérieur, sur le limbe, une gouttelette d'eau bidistillée ensemencée de sporanges de mildiou ; on ferme enfin la microchambre avec un couvre-objet de façon à éviter l'évaporation trop rapide de la gouttelette et on maintient et oriente le tout grâce à un support spécial. Douze heures après l'inoculation, on peut enlever la microchambre.

b) Infections sur feuilles détachées de la plante.

La technique de culture de feuilles détachées dont l'intérêt a été signalé par C. E. Yarwood (1946) et qui a été mise au point pour la vigne par G. Brebion (1951, 1955) est un moyen commode d'étude des phénomènes de résistance dans les tissus foliaires.

On peut en effet réaliser facilement des infections par le *Plasmopara viticola* sur des feuilles détachées des plantes et que l'on maintient en survie en les plaçant dans des chambres humides constituées par des boîtes de Pétri dont le couvercle renferme une rondelle de papier Chardin humidifié.

Infection des feuilles. Pour réaliser l'inoculation on dispose sur le limbe des gouttelettes d'eau bidistillée ou d'eau de pluie. Ensuite, avec une baguette de verre effilée et terminée par une petite boule, on recueille par grattage des sporanges sur des feuilles parasitées par le mildiou et portant des sporangiophores récemment émis. On met ensuite la baguette de verre au contact d'une gouttelette déposée sur la feuille à infecter, ce qui a pour conséquence d'y apporter les sporanges qui se répartissent à sa surface.

On a également utilisé comme l'indique G. Morel (1948) une pipette effilée et cassée à son extrémité. A l'aide de cette partie tranchante on peut détacher les sporangiophores d'une tache de mildiou sur laquelle on a préalablement déposé un peu d'eau bidistillée ou de pluie. On pipette ensuite cette suspension de sporanges et on la dépose sur la feuille à inoculer.

Nous avons pu enfin réaliser l'inoculation des feuilles isolées en survie en pulvérisant une suspension de sporanges ou de zoospores sur leur face inférieure. Cette suspension est obtenue de plusieurs façons. On lave la face inférieure des feuilles portant des sporangiophores, en pulvérisant de l'eau bidistillée ou bien en brossant avec un pinceau humide. On peut aussi brosser à sec sur ces feuilles les parties où ont été émis des sporangiophores et recueillir les sporanges dans une coupelle, ces derniers étant ensuite mis en suspension dans de l'eau bidistillée.

La boîte de Pétri contenant la feuille inoculée est refermée après humidification préalable du papier Chardin. On la maintient à plat pendant vingt-quatre heures dans une enceinte où règne une température de 20 à 23 degrés centigrades environ.

Culture proprement dite. Vingt-quatre heures après l'inoculation, on débarrasse les feuilles de l'excès d'eau qu'elles portent en les secouant. On humidifie le papier Chardin tous les jours ou tous les deux jours. Quand on opère avec des espèces sensibles au *Plasmopara viticola*, on voit apparaître des sporangiophores au bout d'un certain temps variable avec la température. Le temps minimum est de 4 jours.

C. — Infections de tissus de vigne cultivés in vitro.

Pour étudier les phénomènes de résistance des Vitacées au *Plasmopara viticola* nous avons aussi réalisé des infections de cultures *in vitro* de tissus de vigne, en particulier de tissus émis par des tiges.

Il est intéressant de remarquer que l'infection de tels tissus se rapproche beaucoup de l'infection de fleurs de Vitacées lorsque la pénétration du champignon s'effectue par le pistil. En effet, dans les deux cas, les zoospores se trouvent directement au contact des cellules sans qu'elles aient à traverser une chambre stomatique, où nous verrons qu'il intervient des phénomènes particuliers.

Les techniques de culture des tissus, d'isolement aseptique du champignon et d'inoculation ont été mises au point par MOREL (1948).

Nous avons utilisé ces mêmes techniques. Nous indiquerons seulement le processus d'inoculation des cals de tissus que nous avons légèrement modifié. Comme source de sporanges il faut choisir des feuilles présentant des taches de mildiou résultant d'infections récentes et dont les sporangiophores ne sont pas encore sortis (stade de la « tache d'huile »). La désinfection des feuilles est réalisée de la façon suivante :

— trempage rapide dans l'alcool à 95° ;

— séjour de cinq minutes dans l'hypochlorite de calcium à 100 degrés chlorométriques en solution, à raison de 70 grammes par litre ;

— rinçage rapide dans de l'eau stérile.

L'inoculation s'effectue à l'aide d'une pipette effilée avec laquelle on prélève des sporanges dans de l'eau stérile. On dépose ensuite une gouttelette de cette suspension sur le cal. Trois heures après le dépôt de cette gouttelette on secoue le tube de culture afin d'éliminer l'excès d'eau. Les tubes de culture demeurent une dizaine d'heures dans le laboratoire, puis on les place dans une enceinte vitrée où le degré hygrométrique est constamment égal à 100.

II. — TECHNIQUES DE MISE EN ÉVIDENCE DU CHAMPIGNON

A. — Technique de coloration utilisée pour révéler la pénétration des zoospores dans les stomates.

Lorsqu'on dispose de feuilles infectées naturellement ou artificiellement, et que l'on désire vérifier, peu de temps après le début de l'infection, si la pénétration du champignon par les stomates s'est produite, on procède ainsi suivant la technique que nous avons mise au point.

Sur la face inférieure de la feuille, à l'emplacement où a dû se produire l'infection, on dispose des gouttelettes d'érythrosine phéniquée (solution comprenant 2 p. 100 d'érythrosine et 5 p. 100 de phénol).

Après une minute de contact, on rince l'emplacement coloré avec un léger courant d'eau. A l'examen microscopique, les zoospores apparaissent nettement colorées en rouge sur le fond vert du limbe.

B. — Techniques de coloration utilisées pour la mise en évidence du mycélium dans les organes infectés.

a) Coupes à main levée .

Après fixation dans l'alcool acétique, on pratique des coupes tangentielles ou transversales dans l'organe intéressé et on les éclaircit par passage dans l'hypochlorite de sodium durant quinze minutes. Après mordançage dans la potasse alcoolique pendant dix minutes, on colore pendant dix à vingt minutes dans une solution comprenant de la benzoazurine, de la rosaazurine et du carbonate de sodium en parties égales. Par ce moyen, le mycélium et les suçoirs se colorent en rouge ou rose.

b) Coupes en série.

Le matériel est fixé pendant 12 heures dans le fixateur suivant utilisé par Ruth F. Allen (1926, 1927) dans l'étude de la résistance des blés à *Puccinia triticina* Erikss. :

Acide chromique	1 gr
Acide acétique	1 cc
Urée	0,5 gr
Eau	98 cc

La coloration à l'hématoxyline de Heidenhain est ensuite appliquée selon la technique habituelle.

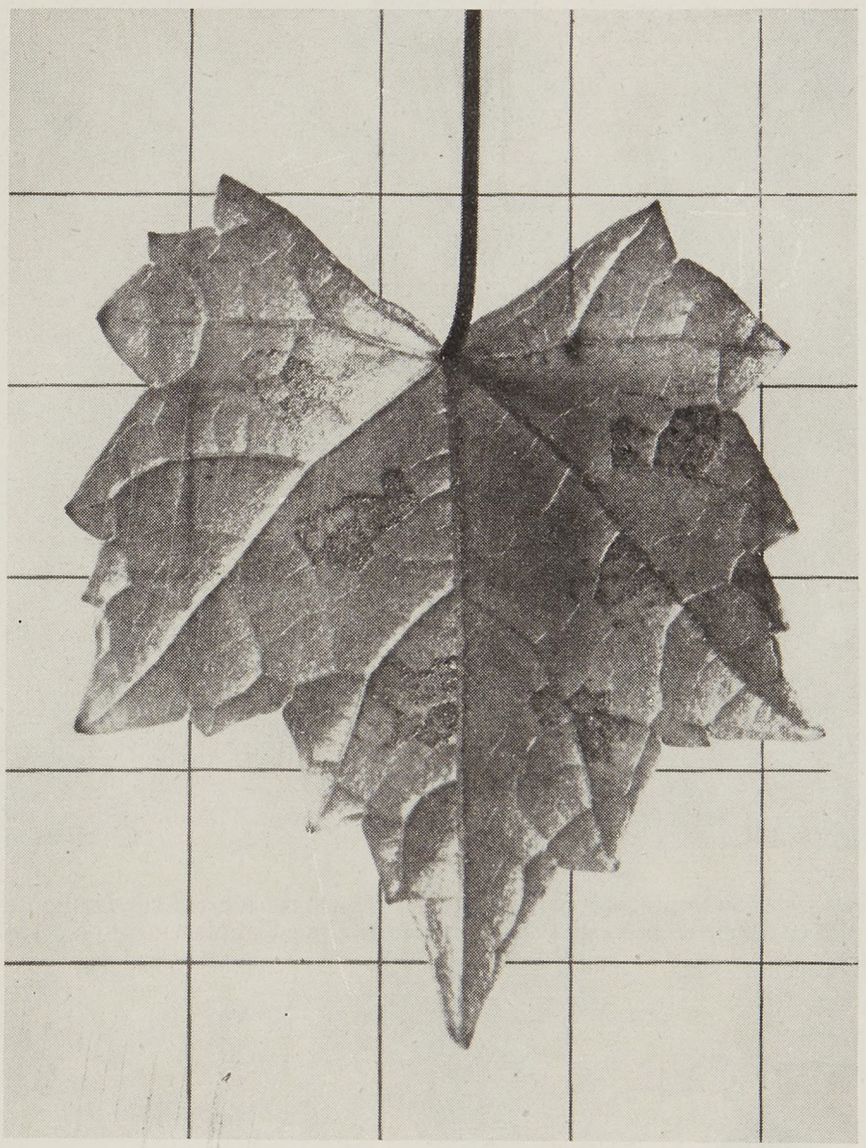


FIG. 7. — Réactions nécrotiques sur *V. rotundifolia* apparaissant lors d'inoculations de feuilles isolées en survie en boîte de Pétri. L'inoculation a été faite au moyen de six gouttelettes d'eau bidistillée renfermant des sporanges de *Plasmopora viticola* en suspension.

Les feuilles de Vitacées ont été photographiées sur un support de verre quadrillé dont les lignes sont distantes d'un centimètre.

Un élément de ce quadrillage, visible sur certaines figures, est subdivisé par des lignes distantes d'un millimètre.

Par ce moyen, on a rapidement une idée de l'importance du grossissement ou de la réduction.

FIG. 8. — Réactions nécrotiques provoquées par le *Plasmopara viticola* sur feuille de *Ricinus communis* isolée en survie en boîte de Pétri. La flèche indique l'emplacement où ces nécroses sont les plus nettes.

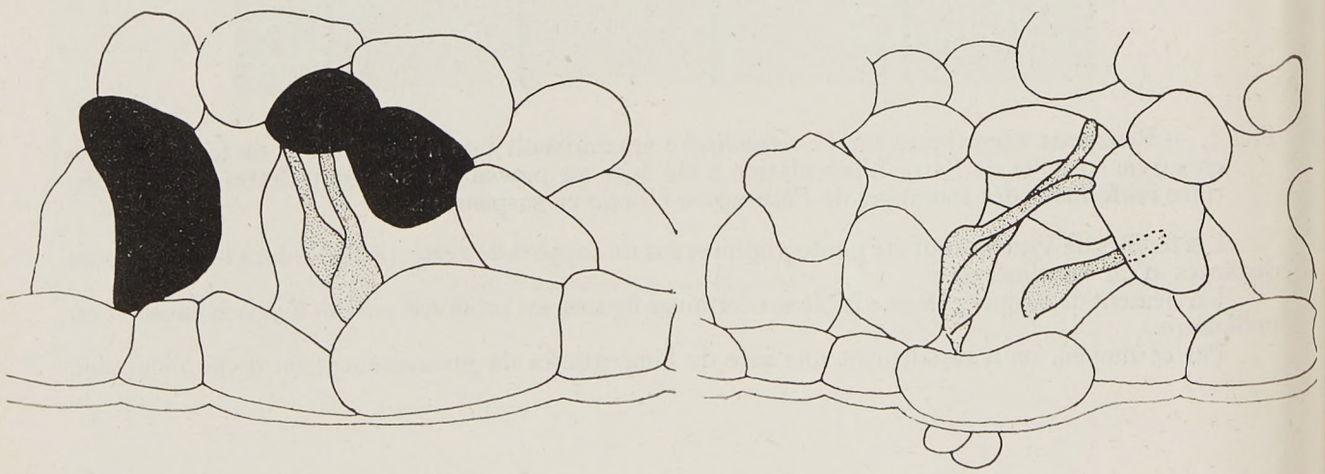


FIG. 9. — Nécrose stomatique et développement du mycélium sur une feuille de *Ricinus communis* 22 heures et 9 jours après l'inoculation.

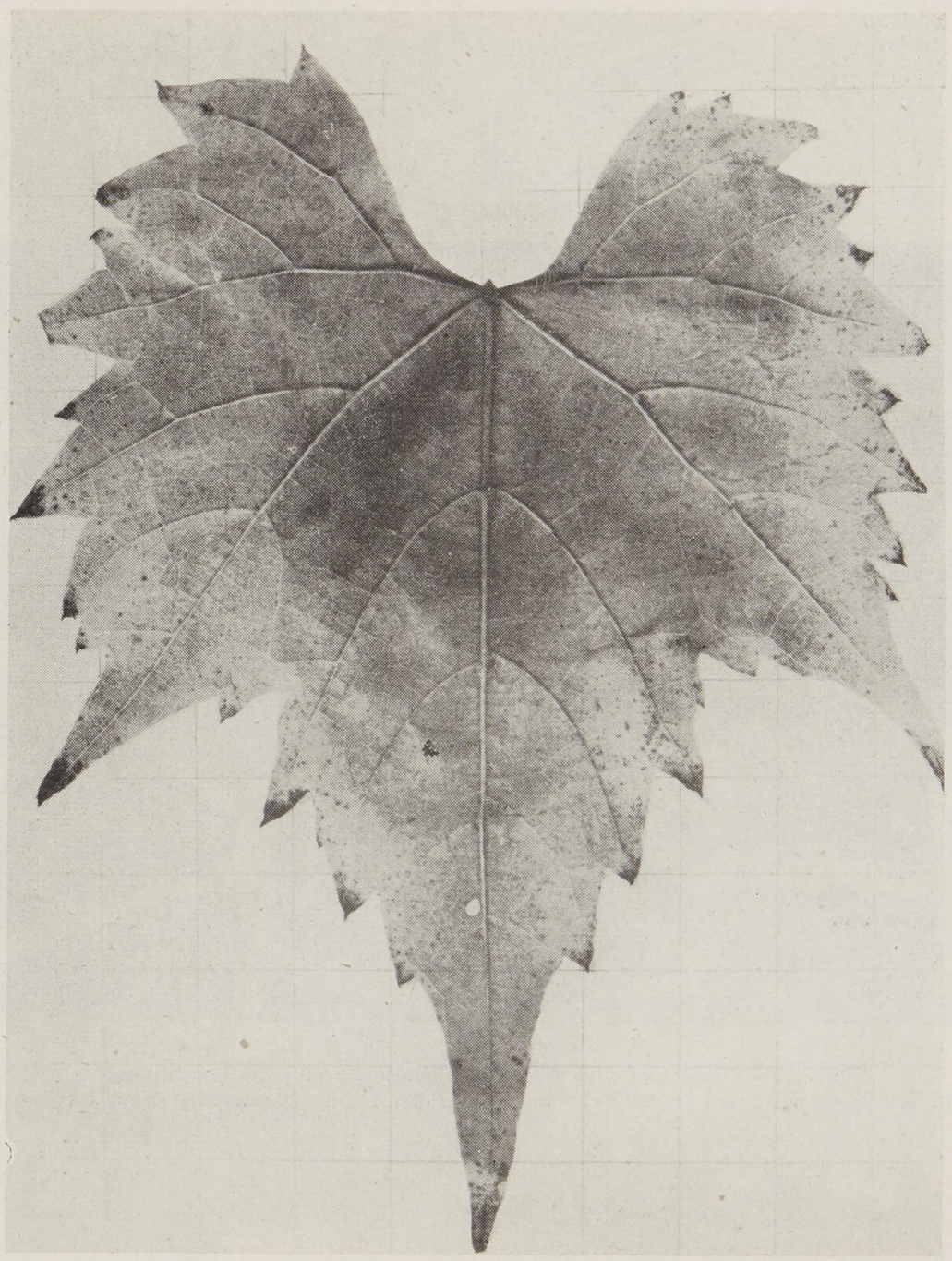


FIG. 10. — Réactions nécrotiques sur feuille de *V. rubra* infectée en plein champ (octobre 1953).

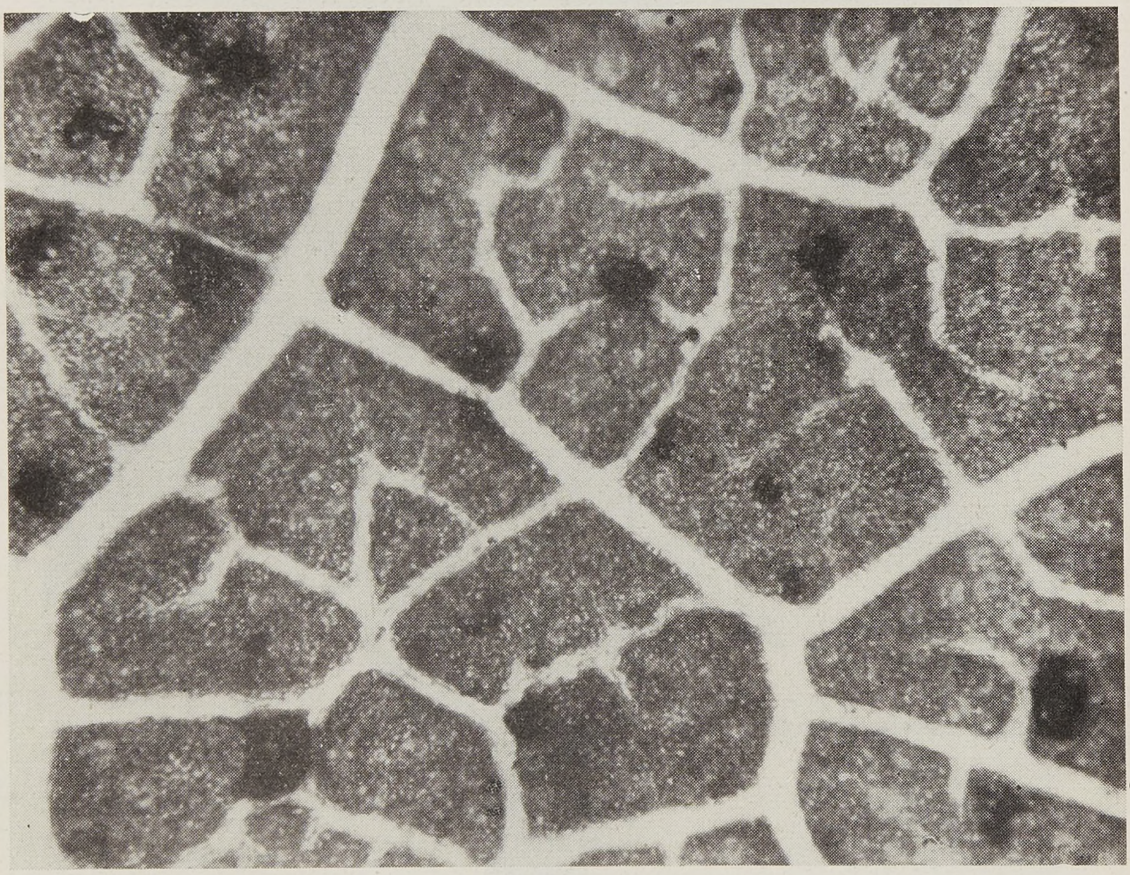


FIG. 11. — Réactions nécrotiques stomatiques et péristomatiques sur feuille de *V. rubra* inoculée en boîte de Pétri par le *Plasmopara viticola* (G = 60).

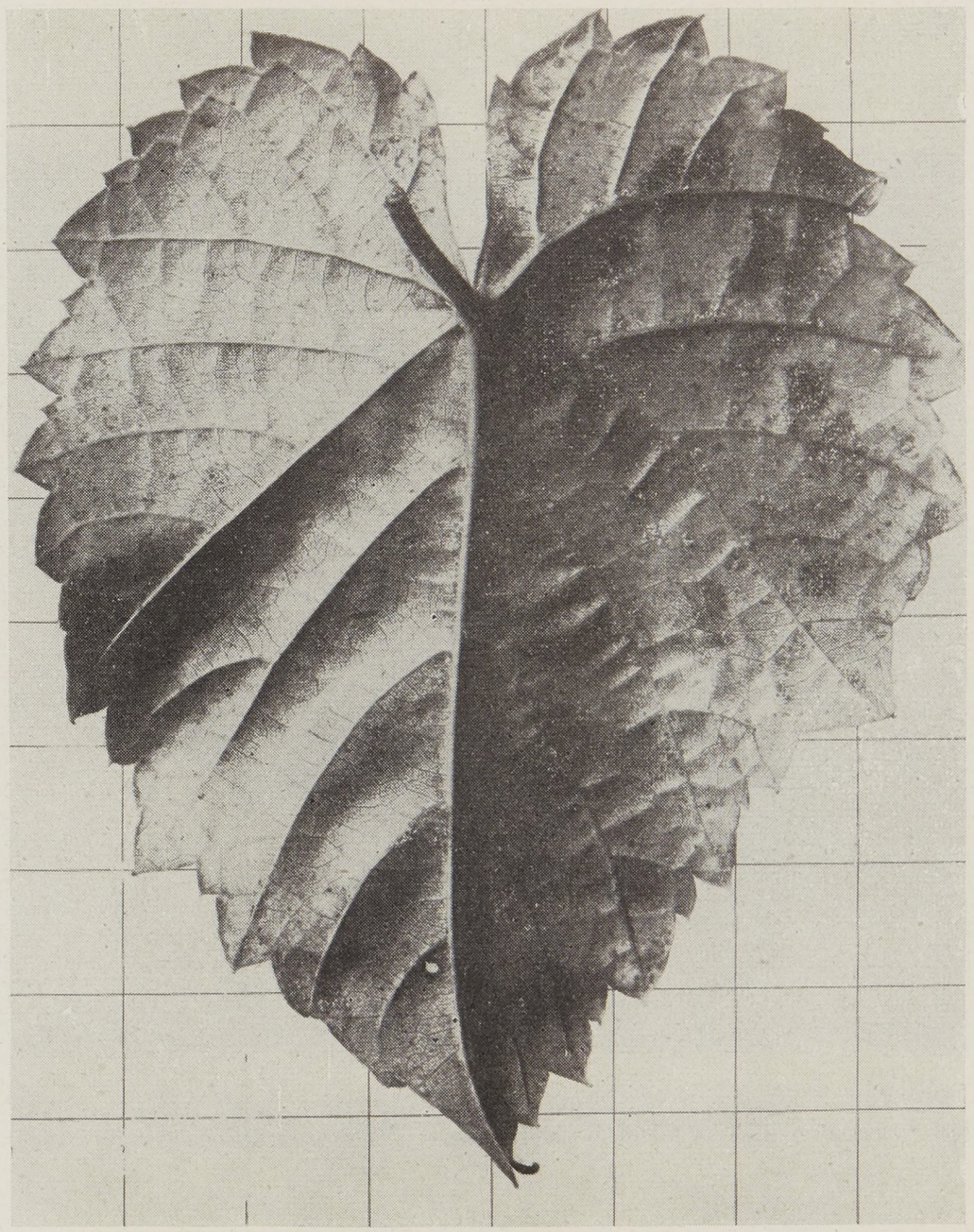


FIG. 12. — Emission de sporangiophores par une feuille de *V. cordifolia* var. B. infectée en plein champ par le *Plasmopara viticola* (octobre 1953).

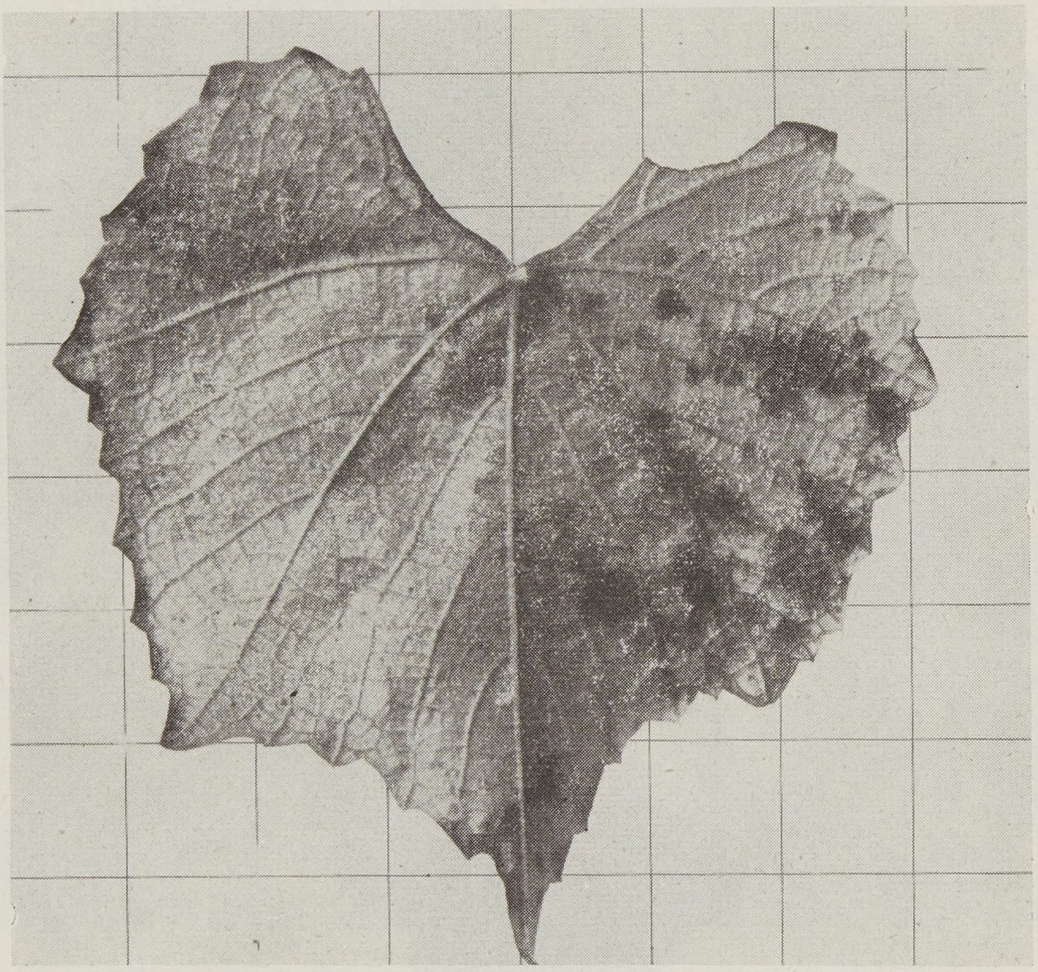


FIG. 13. — Émission de sporangiophores par une feuille de *V. Berlandieri* var. Las Sorres nº 7 infectée en plein champ par le *Plasmopara viticola* (octobre 1953).

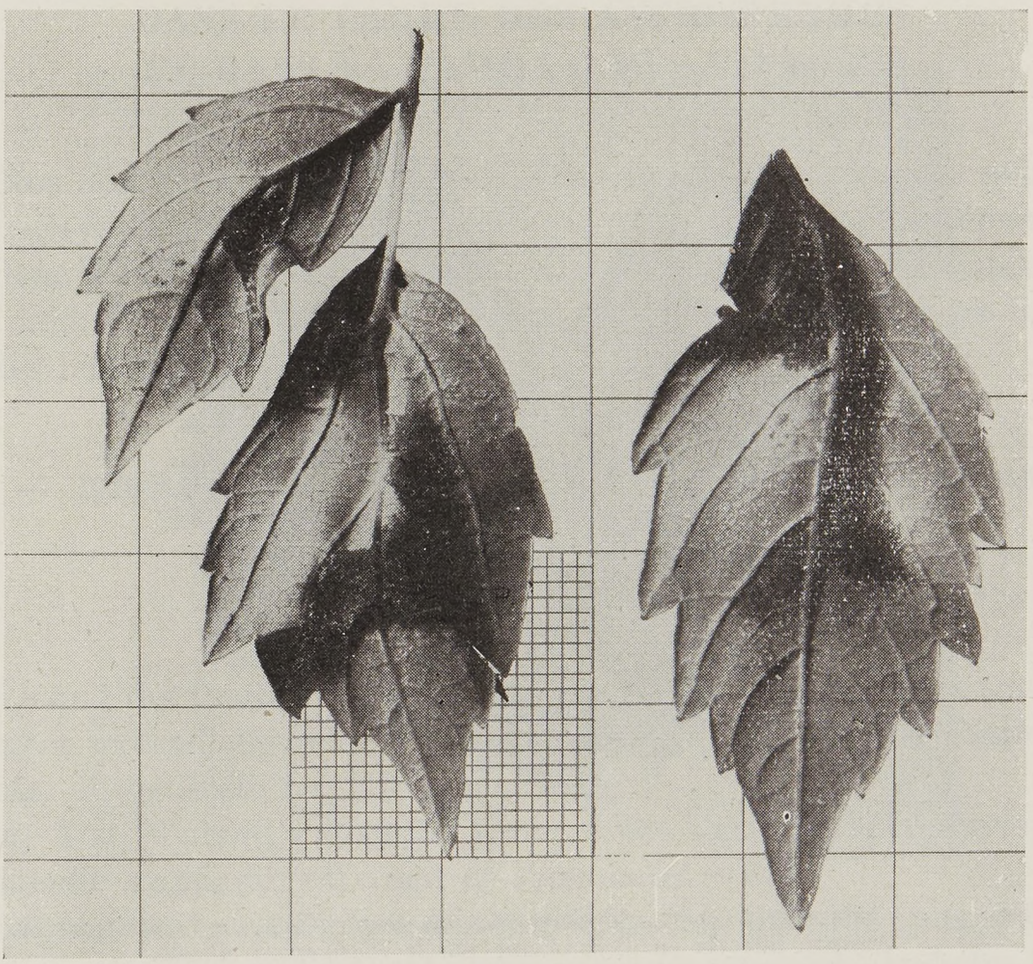


FIG. 14. — Émission de sporangiophores par des folioles d'*Ampelopsis orientalis* inoculées en boîte de Pétri par le *Plasmopara viticola*.

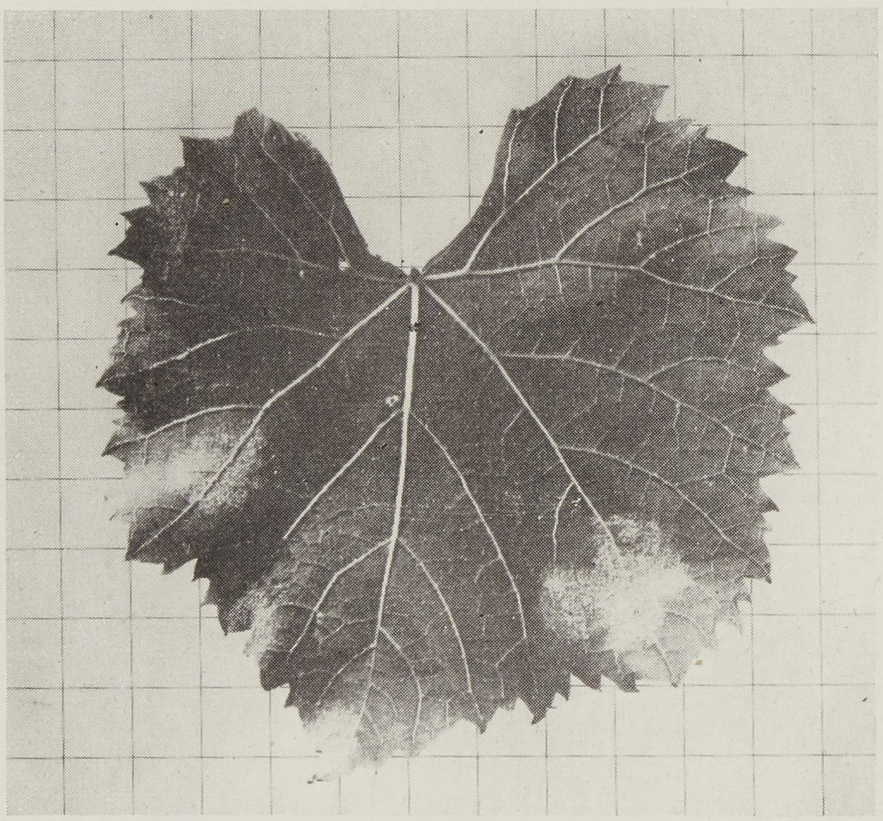


FIG. 15. — Émission de sporangiophores par une jeune feuille de *V. vinifera* var. Aramon infectée en plein champ par le *Plasmopara viticola*.

CHAPITRE IV

STATISTIQUE DE LA RÉSISTANCE ET DE LA SENSIBILITÉ AU PLASMOPARA VITICOLA DANS LE CADRE DES ANGIOSPERMES ET DANS LA FAMILLE DES VITACÉES

Nos observations ont dépassé le cadre des Vitacées, nous avons en effet essayé de déterminer la spécificité parasitaire du *Plasmopara viticola* dans le cadre des Angiospermes. Nos observations ont été faites d'une part dans la nature (collections et pépinières), et d'autre part *in vitro* sur des feuilles isolées en survie.

I. — MISE AU POINT D'UNE ÉCHELLE DE RÉSISTANCE

A. — Les divers degrés de l'immunité, de la résistance et de la sensibilité.

Quand des feuilles de Vitacées, ou d'autres Angiospermes sont contaminées naturellement ou inoculées artificiellement par le *Plasmopara viticola*, on constate les faits suivants.

a) Tout d'abord l'infection peut ne pas s'établir, aucun symptôme de maladie n'apparaît ; il s'agit de *l'immunité stricte* :

— soit parce qu'il n'y a pas eu pénétration du tube germinatif des zoospores dans les stomates, les zoospores ne pouvant atteindre les ostioles :

parce que les stomates n'exercent aucune attraction chimiotactique à l'égard des zoospores,

pour une cause qui empêche les zoospores d'arriver à l'entrée des stomates ;

— soit parce qu'il y a eu pénétration du tube germinatif des zoospores dans les stomates mais que le mycélium n'a pas pu se développer dans le limbe et que la plante n'a pas réagi.

b) Lorsque l'infection par le *Plasmopara viticola* s'établit, au début de l'infection ou au plus tard sept à dix jours après, suivant la température et le degré hygrométrique de l'air, il peut apparaître des symptômes de la maladie : dégâts causés aux tissus ou bien émission plus ou moins importante de sporangiophores par le parasite. Il s'agit de la *résistance*

(ou *immunité relative*) dont les divers degrés vont jusqu'à la sensibilité. Les plus apparents de ces degrés sont les suivants :

— Les dégâts causés par le parasite peuvent intéresser seulement certaines cellules, ces dernières ayant une couleur plus claire lorsqu'elles sont observées par transparence ; il n'apparaît pas de sporangiophores.

— Les dégâts peuvent atteindre des cellules entières qui sont nécrosées et prennent une couleur brune ; ces nécroses intéressent le stomate et quelques cellules qui l'entourent ; il n'y a pas émission de sporangiophores.

— Les dégâts peuvent consister en des décolorations plus ou moins étendues et des nécroses brunes des tissus du limbe d'importance variable. Ils sont accompagnés d'une émission de sporangiophores dont l'importance est inversement proportionnelle à la résistance.

c) Enfin dans le cas de la grande *sensibilité* il se produit une sortie de sporangiophores toujours très abondante avec ou sans décoloration des tissus (« tache d'huile »).

B. — Échelle de résistance.

En vue de faciliter la notation de la résistance des espèces ou hybrides d'espèces de Vitacées, nous avons établi l'échelle de résistance suivante, que nous allons définir aussi exactement que possible.

a) Espèces immunes : Type ou Classe i.

Chez ces plantes il n'apparaît pas de symptômes de maladie. La coloration par l'érythrosine, des zones où s'est produit l'inoculation ou la contamination, révèle si le rassemblement des zoospores aux stomates et la pénétration de leurs tubes germinatifs ont eu lieu.

Des Angiospermes telles que *Dalhia sp.*, *Plantago lanceolata* L., *Solanum lycopersicum* L. ont des feuilles qui possèdent des stomates qui n'attirent pas les zoospores de *Plasmopara*. Il en est de même pour la Vitacée *Cissus discolor*.

Parmi les Angiospermes, il est d'autres plantes chez lesquelles la pénétration des zoospores aux stomates a lieu. Ce sont par exemple : *Viburnum tinus* L., *Morus alba* L., *Syringa vulgaris* L.

Il faut signaler au passage que des causes peuvent s'opposer à la pénétration du champignon, par exemple la villosité de la face inférieure des feuilles, la présence d'une couche cireuse sur l'épiderme. Dans ce cas, il n'y a qu'une simple résistance à la pénétration sur laquelle nous reviendrons et pas à proprement parler immunité stricte car l'infection réussit si l'on peut supprimer artificiellement ces obstacles.

b) **Espèces résistantes.**

Ce sont les espèces chez lesquelles l'infection se traduit peu après son début par des atteintes de certaines cellules qui ont une couleur vert plus clair lorsqu'on les observe par transparence, ou surtout par des nécroses brunes intéressant une ou plusieurs cellules. Parfois ces symptômes peuvent être présents en même temps.

Type ou Classe O.

Sur les feuilles des espèces de Vitacées de ce type, le *Plasmopara viticola* amène la formation de nécroses stomatiques ou péristomatiques vingt-quatre heures environ après l'inoculation ou la contamination, sans qu'il apparaisse jamais de sporangiophores. Le mycélium est d'ailleurs pratiquement peu développé; il reste la plupart du temps localisé à la chambre stomatique.

Exemple : *Vitis rotundifolia* (fig. 7).

Parmi les Angiospermes, nous avons constaté que les feuilles de *Ricinus communis* L. réagissent également par la mort de cellules voisines des stomates lors de la pénétration des zoospores (fig. 8 et 9). Le mycélium se développe très peu dans le limbe (fig. 9).

Chez *Acer Monspessulanum* L. nous avons observé, 24 heures après l'inoculation de feuilles en boîte de Pétri, l'apparition de petites zones de limbe composées de cellules altérées paraissant vert plus clair par transparence. Leur étendue varie de une à plusieurs zones internervales [1] élémentaires.

Les autres types de résistance sont plus difficiles à définir ; les seuls critères utilisables sont l'importance de la sortie des sporangiophores et l'étendue des zones infectées, sous réserve évidemment que la comparaison de plusieurs espèces ou hybrides d'espèces soit réalisée dans des conditions de milieu identiques.

Type ou classe de résistance I.

Sur les feuilles, l'action du *Plasmopara* se manifeste en plein champ par l'apparition de dessiccations punctiformes du limbe au centre desquelles on aperçoit, à l'examen microscopique, des nécroses stomatiques et péristomatiques de couleur brune plus foncée.

La sortie des sporangiophores ne s'effectue pas toujours en plein

[1] Nous avons cru devoir créer l'adjectif *internerval* pour la commodité de la description des symptômes des attaques de mildiou sur les feuilles de Vitacées. Pour cela nous nous sommes basés sur le fait que *nerval* figure dans le Dictionnaire de la Langue Française de E. Littré (1873) avec notamment l'acception relative aux nervures et à ce qui en procède.

Nous tenons d'ailleurs à remercier M. le Professeur ETIEMBLE de la Faculté des Lettres de Paris qui a bien voulu nous conseiller à ce sujet.

air ; l'infection ne se traduit alors que par des taches nécrotiques. Pour que l'émission ait lieu, il faut un milieu à degré hygrométrique très élevé (pépinières lors des pluies d'automne). On l'observe presque toujours quand on inocule des feuilles isolées en survie en boîte de Pétri ; les sporangiophores sont alors rares, à peine visibles à l'œil nu, ils sont peu ramifiés et portent peu de sporanges. Ces feuilles détachées ne présentent en outre que des nécroses stomatiques et péristomatiques très limitées.

Les zones de limbe infectées renferment un mycélium développé dans les tissus lacuneux et palissadique.

Exemple : *V. rubra* (fig. 10 et 11).

Type ou classe de résistance II.

En plein champ, les feuilles des plantes de ce type, lorsqu'elles sont infectées par le *Plasmopara viticola* présentent des parties plus ou moins nécrosées ayant une étendue de une à plusieurs zones internervales élémentaires. Dans ces zones on observe facilement des nécroses plus foncées à l'emplacement de certains stomates. Sur ces feuilles, la sortie des sporangiophores ne s'effectue que lorsque l'air est saturé de vapeur d'eau.

Sur des feuilles isolées en survie en boîte de Pétri, l'infection se manifeste 24 heures environ après l'inoculation par des nécroses stomatiques et péristomatiques plus ou moins nombreuses. Il y a une émission de sporangiophores plus nombreux et plus garnis en sporanges que chez le type I.

Le mycélium se développe dans toute l'épaisseur de la feuille.

Exemple : *V. cordifolia* (fig. 12).

Type ou Classe de résistance III.

En plein champ, on constate des nécroses plus vastes et une sortie de sporangiophores plus importante pour des degrés hygrométriques de l'air moins élevés que ceux qui sont nécessaires à l'émission des sporangiophores dans le type II.

Chez les feuilles des plantes ayant ce degré de résistance et chez celles qui sont plus sensibles on peut trouver des sporangiophores lorsque le mildiou connaît un certain développement à l'automne.

Exemple : *V. Berlandieri* var. *Las Sorres* n° 7 (fig. 13).

Type ou classe de résistance IV.

En plein champ, le parasite amène la formation sur les feuilles des espèces de ce type, de grandes taches plus ou moins décolorées et plus ou moins nécrosées qui présentent une sortie abondante de sporangiophores lorsque les conditions hygrométriques requises sont réalisées. Il se produit souvent des dessiccations importantes du limbe qui peuvent entraîner une chute prématurée du feuillage.

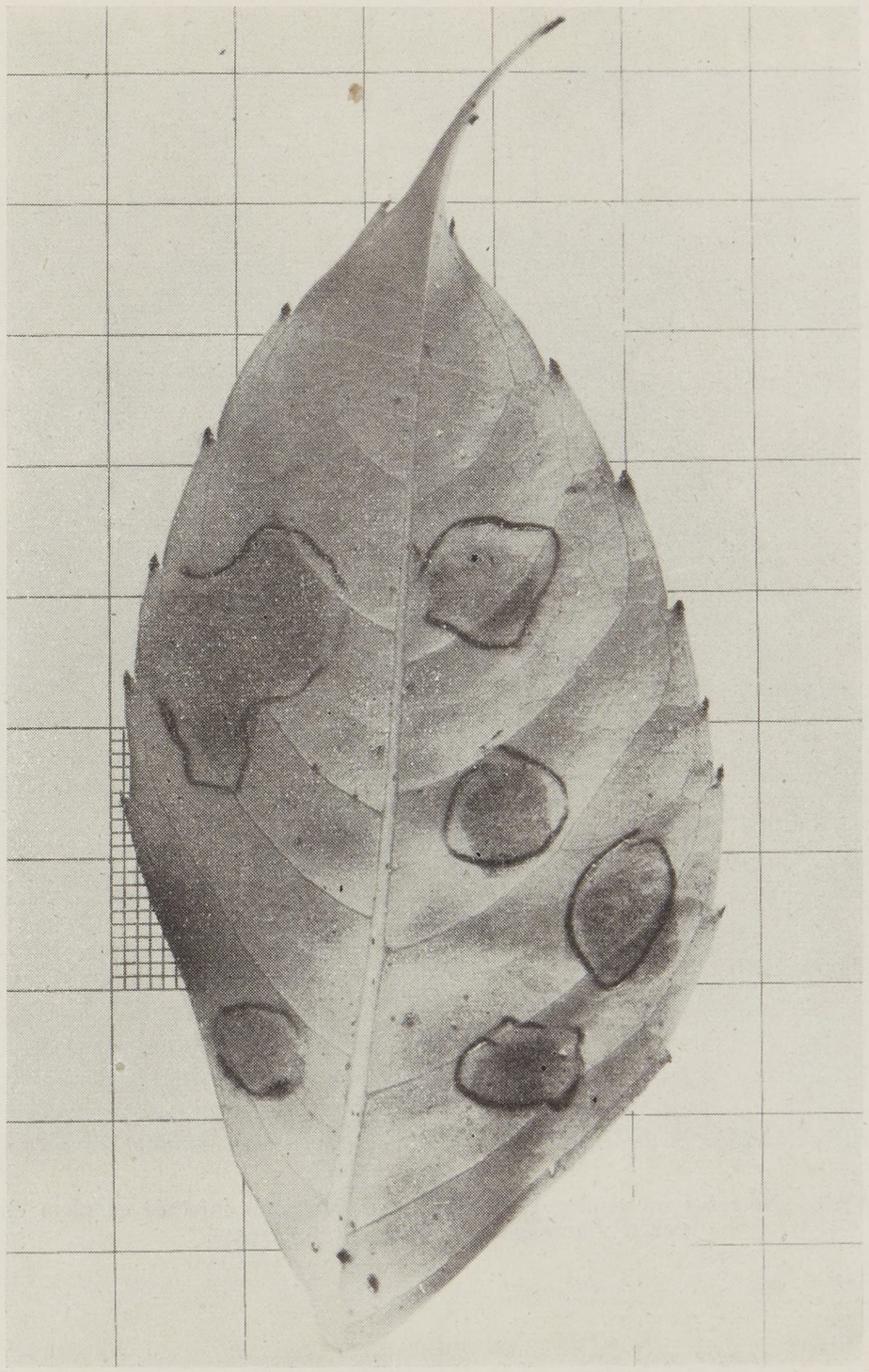


FIG. 16. — Nécroses stomatiques sur feuille de *Tetrastigma* sp. inoculée en boîte de Pétri par le *Plasmopara viticola*. Les emplacements d'inoculation sur la feuille ont été délimités au crayon à bille. Les très nombreux petits points noirs renfermés dans chaque emplacement correspondent chacun à la nécrose d'un stomate.

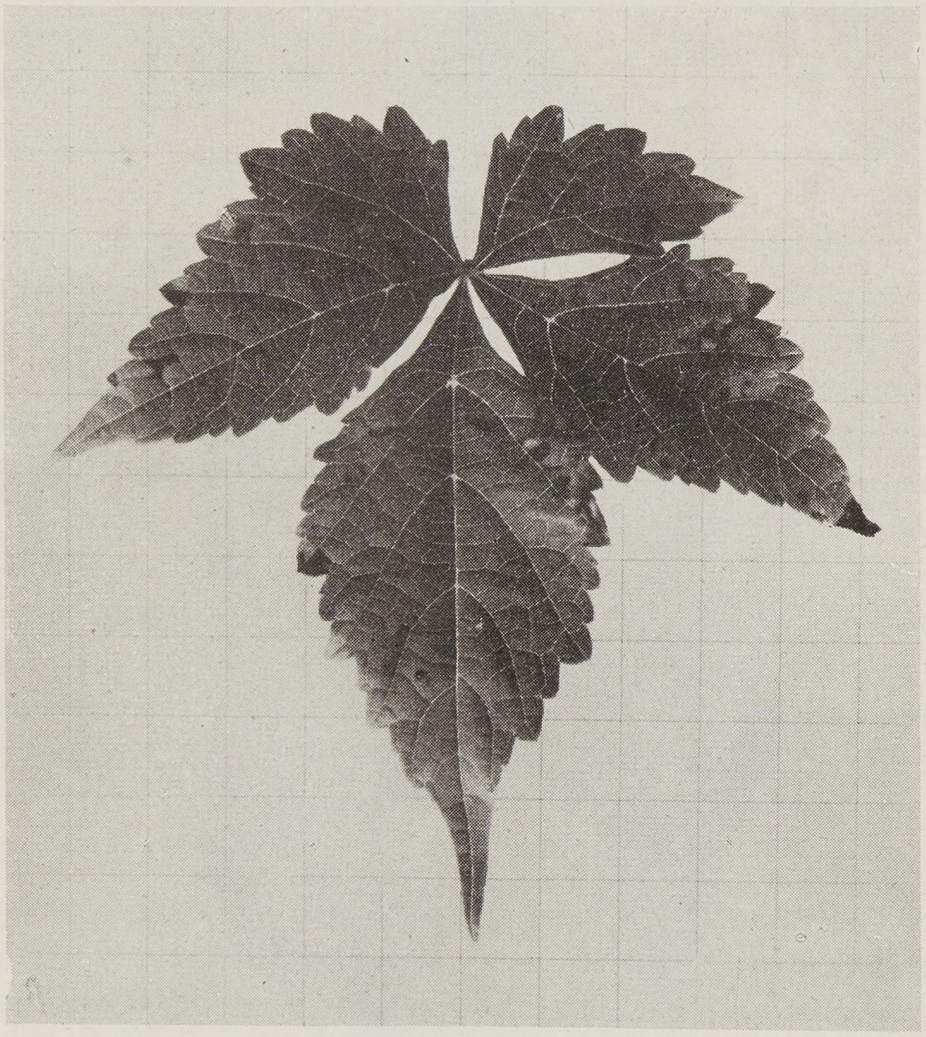


FIG. 17. — Nécroses sur feuille d'*Ampelopsis serjaniaefolia* infectée en plein champ par le *Plasmopara vilicola* (octobre 1957).

FIG. 18. — Nécroses sur feuille d'*Ampelopsis Delavayana* infectée en plein champ par le *Plasmopara viticola* (octobre 1957).

FIG. 19. — Nécroses sur feuille de *V. riparia* var. *Gloire de Montpellier* infectée en pépinière par le *Plasmopara viticola* (août 1953).

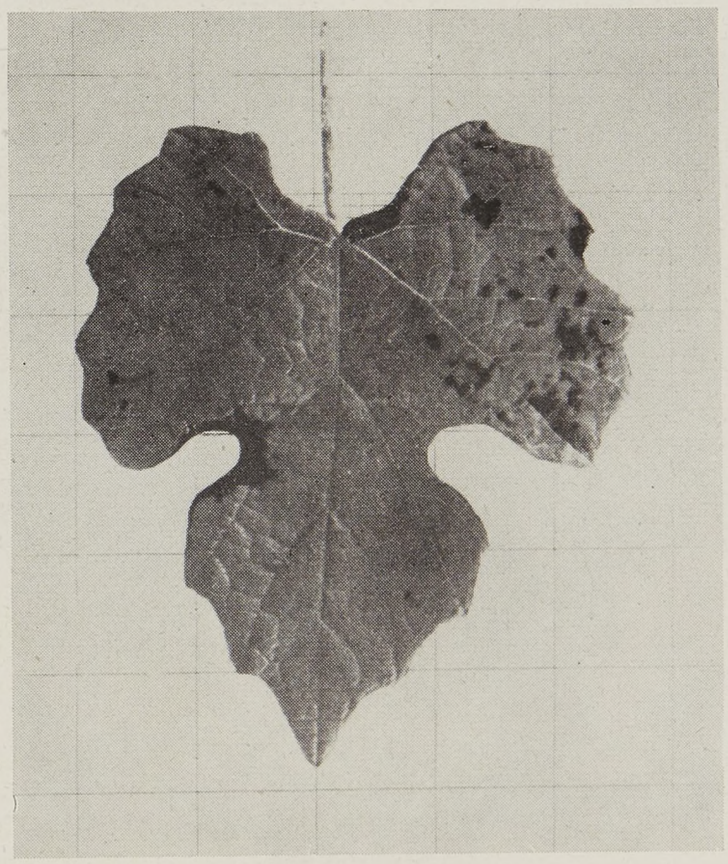


FIG. 20. — Attaques de *Plasmopara viticola* sur feuille de *V. candicans* infectée en pépinière (octobre 1957).

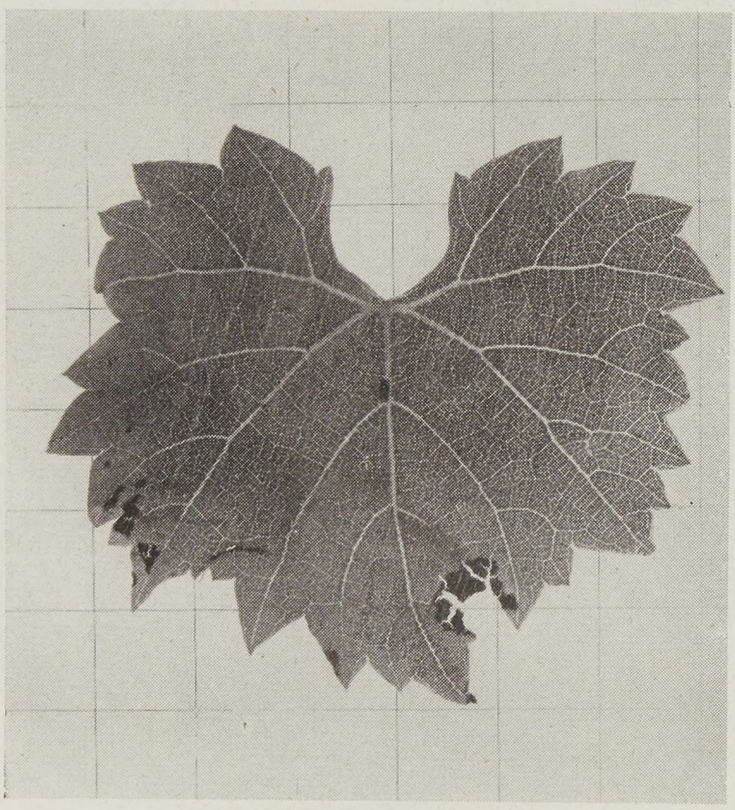


FIG. 21. — Nécroses sur feuille de *V. monticola* infectée en pépinière par le *Plasmopara viticola* (septembre 1957).

FIG. 22. — Émission de sporangiophores par une feuille de *V. Amurensis* inoculée en boîte de Pétri par le *Plasmopara viticola*.

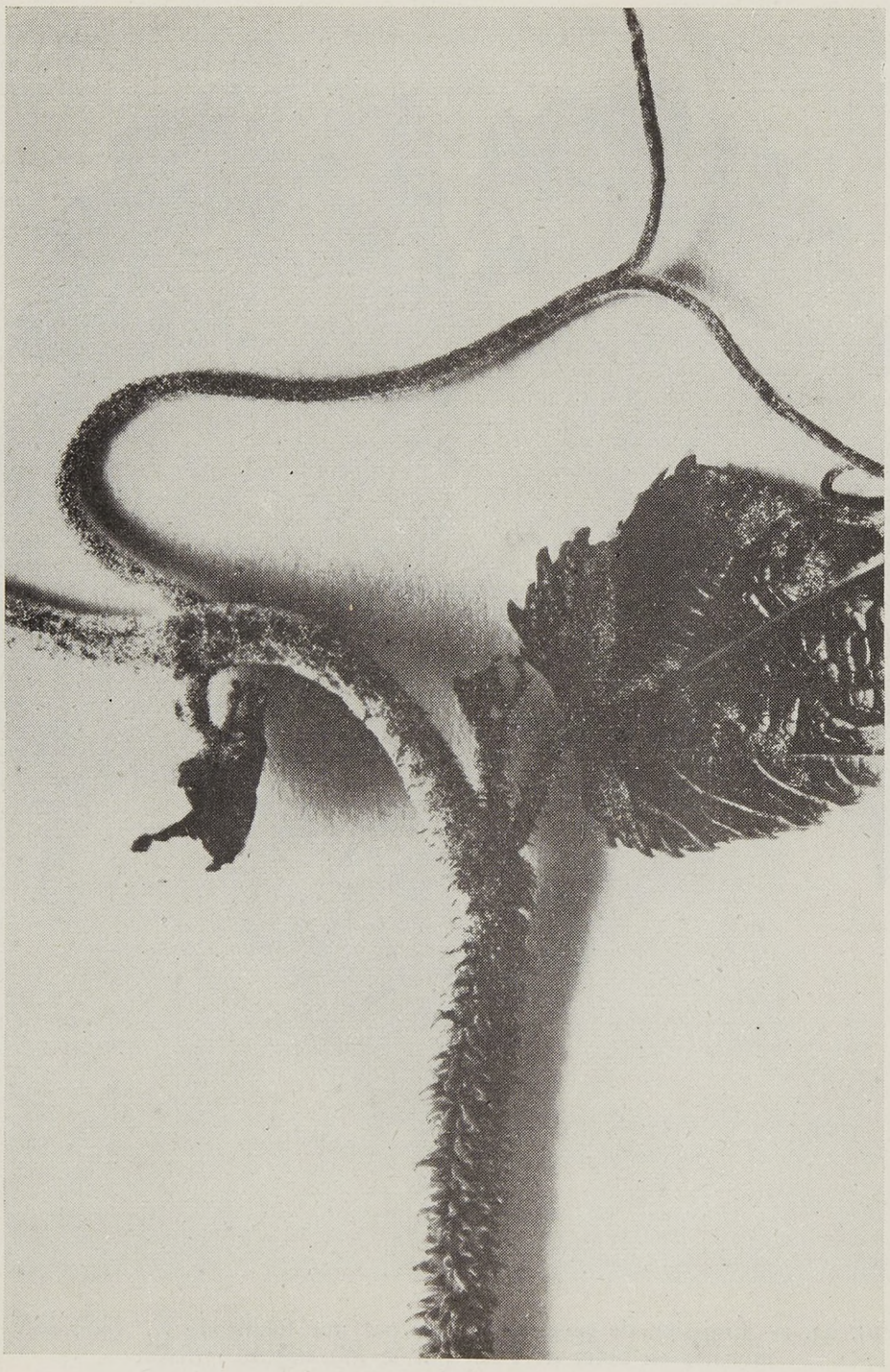


FIG. 23. — Émission de sporangiophores sur feuille, rameau et vrille de *V. Davidii* infecté en plein champ par le *Plasmopara viticola* (juin 1957).

Lorsqu'on inocule des feuilles de ces espèces, isolées en survie en boîte de Pétri, on constate 24 heures après, mais non d'une façon constante, l'apparition de nécroses stomatiques et péristomatiques et ensuite une sortie abondante de sporangiophores portant beaucoup de sporanges.

Exemple : *Ampelopsis orientalis*. coll. E. N. A. M. XIX B 4 (fig. 14).

c) Espèces très sensibles.

Type ou classe V.

Ce sont les espèces dont les organes herbacés en plein champ et les feuilles isolées en survie sont facilement infectés et chez lesquelles il n'y a jamais formation de nécrose des tissus, tout au moins peu après le début de l'infection. Les zones infectées sont étendues et portent de très nombreux sporangiophores abondamment garnis en sporanges.

Exemple : *V. vinifera* (fig. 15).

II. — APPLICATION DE L'ÉCHELLE DE NOTATION DE LA RÉSISTANCE A QUELQUES ANGIOSPERMES ET A UNE COLLECTION DE VITACEÉS

Dans la liste que nous allons donner, chaque espèce ou variété est affectée d'une lettre ou d'un chiffre caractérisant son comportement vis-à-vis du *Plasmopara viticola* :

espèces immunes = i,

espèces résistantes = cinq degrés : O, I, II, III, IV,

espèces très sensibles = V.

Cette notation de la résistance *absolue* a des classes caractérisées par des chiffres romains. Par contre, dans les travaux de sélection (D. Boubals, 1956), où nous sommes amenés à noter la résistance d'organes de plantes (feuilles, grappes), dans des conditions de milieu différentes (plein champ, serre), nous utilisons des échelles de notation *relatives* caractérisées par des chiffres arabes.

La détermination de la résistance de beaucoup d'espèces a été effectuée sur des feuilles isolées en survie en boîte de Pétri.

A. — Angiospermes.

Elles sont immunes ou très résistantes (classe O).

1°. — Les zoospores de *Plasmopara* ne sont pas attirées par les stomates des espèces suivantes :

Rhamnus alaternus L.

Dalhia sp.

Tradescantia Albiflora Kunth.

Plantago lanceolata L.
Diplotaxis erucoides (L.) DC.
Hedera helix L.
Pelargonium zonale (L.) Aïton.
Solanum nigrum L. em. Miller.
Solanum lycopersicum L.
Solanum tuberosum L.

2°. — Les zoospores de *Plasmopara* sont attirées par les stomates des espèces suivantes :

— **espèces immunes** = i.
Viburnum tinus L.
Morus alba L.
Sambucus nigra L.
Fraxinus excelsior L.
Syringa vulgaris L.
Laurus nobilis L.
— **espèces très résistantes** = O.
Acer Monspessulanum L.
Ricinus communis L. (fig. 8 et 9).
Leea Guinensis Don. (le genre *Leea* a été parfois considéré comme faisant partie de la famille des Vitacées).

B. — Vitacées.

Genre *Tetrastigma*.
Tetrastigma lanceolarium Planch. (= *Cissus carnosa* Lamk.), O.
Tetrastigma Voinerianum Baltet, O.
Tetrastigma sp. (fig. 16), O.
Genre *Cissus*.
C. discolor Vent., i.
C. quadrangularis L., O.
C. Barterii Planch., O.
C. Antartica Vent., O.
Genre *Parthenocissus* (1).
P. quinquefolia Planch., coll. E. N. A. M. XXI A.-1, O
P. Henryana Hemsl., coll. E. N. A. M. XXI A.-4, I
P. triscuspidata Planch., coll. E. N. A. M. XIX A.-8, O
Genre *Ampelopsis* (1).
A. brevipedunculata Maxim., coll. E. N. A. M. XX B-1, O
A. brevipedunculata Maxim., coll. E. N. A. M. XIX A-6, I-II
var. *citrulloides*, coll. E. N. A. M. XX B-2, O

(1) Ce genre comprenant des espèces représentées dans les collections de l'École Nationale d'Agriculture de Montpellier par plusieurs variétés sans dénomination précise, nous donnons pour chaque espèce et variété la situation exacte dans ces collections comme référence éventuelle.

A. heterophylla Sieb. et Zucc., coll. E. N. A. M. XX A-3, I
A. heterophylla Sieb. et Zucc., coll. E. N. A. M. XX A-6, I
A. heterophylla Sieb. et Zucc., coll. E. N. A. M. XX A-7, I
A. Japonica Makino,
var. *inconstans*, coll. E. N. A. M. XX B-3, I
A. Japonica Makino, coll. E. N. A. M. XX B-10, I
A. Aegirophylla Planch., coll. E. N. A. M. XX B-4, III
A. aconitifolia Bunge, coll. E. N. A. M. XX B-5, I
A. aconitifolia Bunge, coll. E. N. A. M. XX B-6, I
A. aconitifolia Bunge, coll. E. N. A. M. XX A-2, I
A. aconitifolia Bunge, coll. E. N. A. M. XIX A-9, I
A. serjaniaefolia Regel, coll. E. N. A. M. XX A-5, II
A. serjaniaefolia Regel, coll. E. N. A. M. XIX B-7, III (fig. 17).
A. cordata Michx., coll. E. N. A. M. XIX A-5, I
A. Bodinieri (1) Rehd., coll. E. N. A. M. XIX A-7, ?
A. megalophylla Diels et Gilg., coll. E. N. A. M. XIX, B-1, I
A. megalophylla Diels et Gilg., coll. E. N. A. M. XIX B-2, I-II
A. bipinnata Michx., coll. E. N. A. M. XIX B-3, O
A. orientalis Planch., coll. E. N. A. M. XIX B-4, IV (fig. 14)
A. Delavayana Planch., coll. E. N. A. M. XIX B-5, III (fig. 18)
A. micans Rehd., coll. E. N. A. M. XIX B-6, III
A. titanea Naudin, coll. E. N. A. M. XIX B-8, II

Genre *Vitis*.

— sous-genre *Muscadiniae* Planch. (2 n chromosomes = 40).
V. rotundifolia Michx. O (fig. 5).
— sous-genre *Euvites* Planch. (2 n = 38).
A. Espèces américaines :
V. Labrusca L. I-II.
V. Lincecumii Buck. III-IV.
V. aestivalis Michx. I.
V. bicolor Leconte I-II.
V. riparia Michx. I (fig. 19).
V. rubra Michx. I (fig. 10 et 11).
V. cordifolia Michx II (fig. 12).
V. Berlandieri Planch. II-III (fig. 13).
V. cinerea (2). Engel. ?
V. candicans Engel. II (fig. 20).
V. rupestris Scheele III (fig. 78 à 81).

(1) Une couche cireuse sur la face inférieure des feuilles empêche la réussite de l'inoculation.
(2) La forte villosité de la face inférieure des feuilles empêche la réussite de l'inoculation.

V. monticola Buck. II-III (fig. 21).
V. Californica Benth. V.
V. Arizona Engel. V.
V. coriacea (1). Shutt. ?
B. Espèces asiatiques :
V. Amurensis Rupr. IV (fig. 22).
V. Coignetiae (1). Pull. ?
V. Thunbergii Sieb. et Zucc. I.
V. Romaneti (1) Rom. ?
V. Piasezkii Maxim. I.
V. Armata Diels et Gilg. V.
V. Wilsonae Weitchii. O.
V. Pagnucii (1). Rom. ?
V. Davidii Rom. IV (fig. 23).
V. flexuosa Thunb. I-II.
V. betufifolia (1) Diels et Gilg. ?
V. reticulata M. Laws. III.
C. Espèce européenne :
V. vinifera L. V (fig. 15).

III. — CONCLUSION

A la suite de nos observations, il apparaît que l'immunité totale (classe i) est très rare parmi les Vitacées, nous ne l'avons rencontrée que chez *Cissus discolor*.

C'est le genre Vitis qui présente la plus grande diversité en ce qui concerne la réceptivité au *Plasmopara viticola* puisqu'elle va de la classe O à la classe V.

Si on considère la réceptivité de chaque genre de Vitacées dans son ensemble, on voit que le classement de ceux pour lesquels nous avons pu observer des espèces s'établit ainsi, du plus résistant au plus sensible :

Tetrastigma, Cissus.
Parthenocissus.
Ampelopsis.
Vitis.

On notera d'ailleurs que cette classification d'après la résistance correspond à la classification phylogénique que l'on établit d'après la morphologie des espèces appartenant à ces genres.

L'étude précédente montre également que dans leur grande majorité les espèces de Vitacées résistantes forment rapidement des nécroses de tissus lorsqu'elles sont infectées. Cette fréquence dans l'intervention de

(1) La forte villosité de la face inférieure des feuilles empêche la réussite de l'inoculation.

ces phénomènes nécrotiques nous amènera à les étudier d'une façon toute particulière dans le but de déterminer leur rôle en tant que causes de résistance.

Enfin, ce premier chapitre présente un intérêt du point de vue des travaux d'amélioration de la résistance au mildiou des vignes cultivées, par la connaissance de la distribution de la résistance qu'il apporte. On peut ainsi voir maintenant, quelles sont, parmi les espèces que nous avons à notre disposition, celles qui pourront être utilisées dans des croisements, sous réserve qu'elles donnent de bons résultats dans la transmission héréditaire de la résistance.

CHAPITRE V

ÉTUDE DES CAUSES DE LA RÉSISTANCE ET DE LA SENSIBILITÉ DES VITACÉES AU PLASMOPARA VITICOLA

D'une manière générale on peut dire que la réceptivité des plantes aux champignons phytopathogènes dépend :

— d'une part de causes spécifiques de résistance ou de sensibilité inhérentes aux hôtes et intervenant d'une façon pratiquement constante à tout moment de leur vie ;

— d'autre part de l'état physiologique de ces hôtes qui, variable au cours de leur vie, est étroitement soumis à l'influence des facteurs du milieu.

Dans notre travail nous avons donc été amenés à étudier :

— la réceptivité spécifique, « réceptivité innée » de GÄUMANN (1950), dans des conditions de milieu bien fixées de façon à déterminer les causes de résistance et de sensibilité des Vitacées au *Plasmopara viticola*, c'est ce qui va faire l'objet du présent chapitre.

— les changements dans la réceptivité dus à l'influence des conditions de milieu sur l'hôte. Ce point sera traité dans le chapitre VI où sont envisagés tous les cas de modification de la réceptivité des vignes au *Plasmopara viticola*.

Dans l'étude des causes de la résistance des Vitacées au *Plasmopara viticola* nous envisagerons, comme le fait GÄUMANN (1950) dans ses principes de l'infection des plantes, les trois types de résistance suivants :

— la résistance à l'infection par le parasite,

— la résistance à la pénétration par le parasite,

— la résistance à l'expansion du parasite chez l'hôte.

I. — RÉSISTANCE A L'INFECTION

Selon GÄUMANN, la résistance à l'infection ne diminue pas la réceptivité de la plante mais simplement les chances d'infection.

Ce type de résistance ne paraît jouer aucun rôle dans le cas qui nous occupe, la plante étant toujours accessible au parasite lorsque les conditions de milieu nécessaires au développement de ce dernier sont réalisées.

II. — RÉSISTANCE A LA PÉNÉTRATION

Dans le cas du *Plasmopara viticola* on parlera de résistance à la pénétration quand le tube germinatif des zoospores ne pourra s'immiscer dans les tissus.

Les causes qui peuvent s'opposer à cette pénétration dépendent :
— soit de la structure de l'épiderme,
— soit de la structure et de l'ouverture des stomates.

A. — Structure de l'épiderme.

Elle est très variable chez les Vitacées.

a) Villosité.

La présence de poils longs, laineux, flexueux, étalés et plus ou moins denses sur la face inférieure des feuilles de certaines espèces, particulièrement sur les jeunes feuilles, est de nature à s'opposer à la pénétration des zoospores dans les stomates, par suite de l'impossibilité qu'ont les gouttelettes d'eau de mouiller le limbe.

Des essais d'inoculation en boîte de Pétri de feuilles des variétés de *V. vinifera* : Pinot meunier et Berger, recouvertes sur leur face inférieure d'une villosité importante dite cotonneuse, n'ont jamais été couronnés de succès.

Il y a là un facteur de résistance du feuillage qui a fait dire que certaines variétés de *V. vinifera* étaient plus résistantes que d'autres. Ce facteur de résistance n'est qu'accessoire car, pour les variétés précitées, il y a indépendamment de cela une grande sensibilité des inflorescences et des grappes qui ne présentent pas les poils des feuilles. Dans la nature cette villosité n'a qu'un rôle protecteur accessoire. Elle est surtout gênante quand on veut déterminer artificiellement le degré de résistance d'une espèce en infectant des feuilles isolées en survie en boîte de Pétri.

b) Couche cireuse.

Elle empêche l'adhérence des gouttelettes d'eau sur la face inférieure des feuilles. Mais même quand on réussit à y maintenir l'eau en disposant les feuilles à plat, le limbe n'étant pas mouillé les zoospores ne peuvent pas arriver aux stomates.

C'est le cas par exemple de la face inférieure des feuilles de *Vitis Lincecumii* (fig. 24) qui ont un revêtement cireux très net. Seules les feuilles adultes, ou en voie de le devenir, le présentent. Par contre, les jeunes feuilles de l'extrémité des rameaux n'ont pas encore de couche cireuse,

aussi sont-elles facilement inoculables par le mildiou (essais effectués en boîte de Pétri).

Nous avons observé un phénomène analogue chez *Vitis Piasezkii* et *Ampelopsis Bodinieri*.

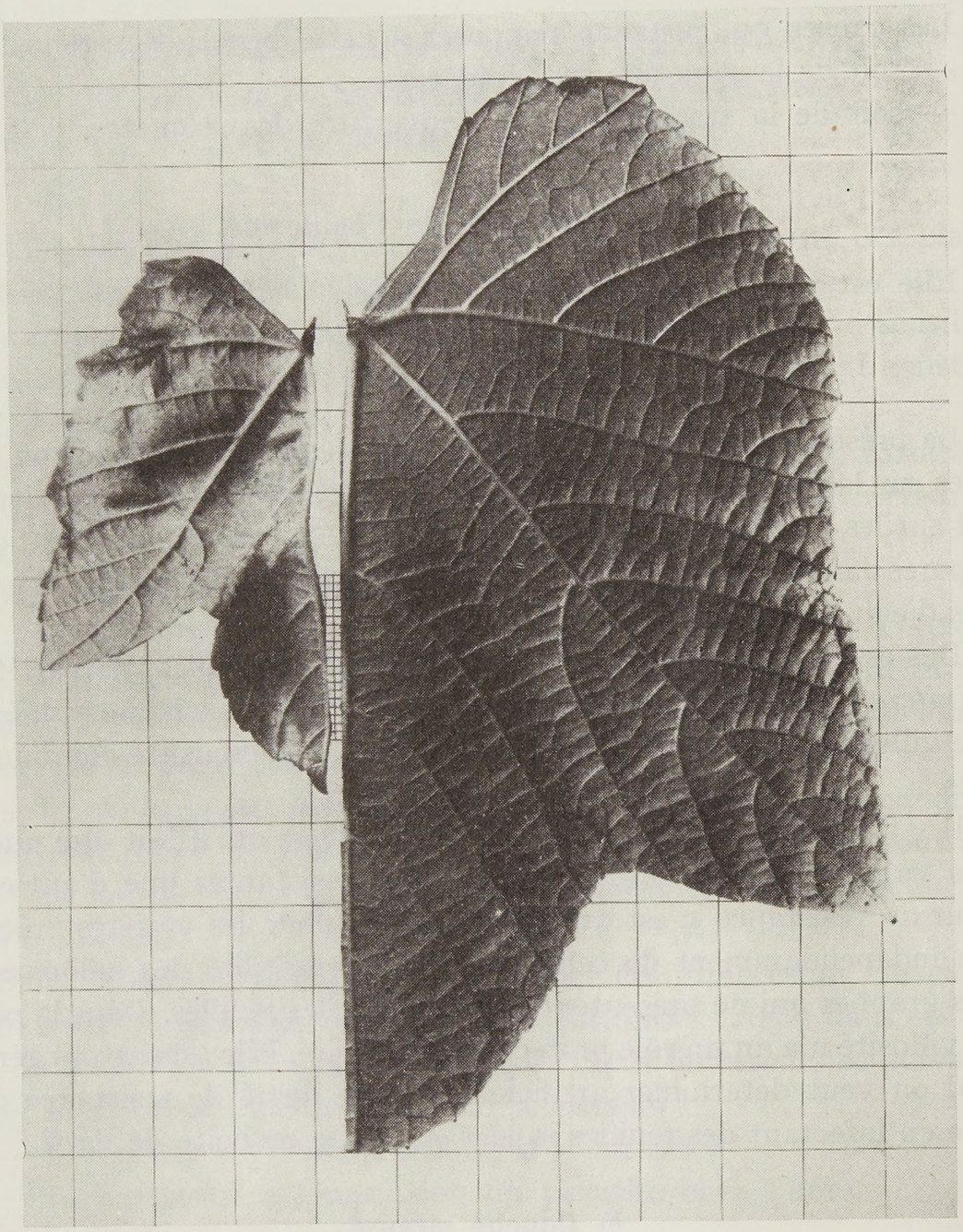


FIG. 24. — Face inférieure de parties de feuilles de *V. Lincecumii*.
A gauche : jeune feuille sans couche cireuse. A droite : feuille adulte avec couche cireuse.

B. — Structure et ouverture des stomates.

Chez les Vitacées nous ne pensons pas que la structure des stomates joue un rôle dans la résistance au mildiou. Nous n'avons jamais rencontré de structure spéciale qui puisse constituer un obstacle à la pénétration du tube germinatif des zoospores.

L'infection des très jeunes feuilles a souvent été un fait controversé. Nous avons tenté d'inoculer de très jeunes feuilles de *Vitis vinifera*, c'est-à-dire celles qui constituent le bourgeonnement des rameaux en voie de croissance. Nous avons pu voir que chez les plus jeunes le nombre de stomates formés est très faible et que ces stomates n'attirent pas les zoospores. La dernière feuille du bourgeonnement, c'est-à-dire celle qui est prête à s'en détacher et à étaler son limbe, possède de nombreux stomates mais ces stomates n'attirent pratiquement pas les zoospores. Très rarement, nous avons pu voir, grâce à la méthode de coloration des zoospores par l'érythrosine, la pénétration du tube germinatif de l'une d'elles dans l'ostiole d'un stomate. Donc la probabilité d'infection est extrêmement faible pour toutes ces très jeunes feuilles.

III. — RÉSISTANCE A L'EXPANSION

C'est à ce type de résistance qu'appartiennent surtout les phénomènes intervenant dans la famille des Vitacées.

Avant d'exposer nos recherches sur les causes de la résistance à l'expansion du *Plasmopara viticola* chez les vignes résistantes, nous envisagerons les causes qui limitent dans certains cas l'expansion du mycélium du champignon chez les vignes réputées sensibles ; ces dernières causes ne présentent pas d'intérêt pour les travaux d'amélioration de la résistance au mildiou des vignes cultivées.

A. — Causes de la résistance à l'expansion chez les espèces sensibles.

a) Tissus constituant des barrières qui s'opposent à l'expansion du mycélium.

Il apparaît souvent, dans la nature, un cas de résistance des tissus de l'hôte à l'expansion du mycélium du *Plasmopara viticola*. Lorsqu'une feuille *adulte* de *Vitis vinifera* est contaminée, on voit que les parties envahies par le parasite sont des zones bien délimitées par les nervures (fig. 25). Cela est dû au fait que les tissus composant les nervures de ces feuilles adultes constituent des barrières qui arrêtent l'expansion du mycélium.

Les coupes transversales effectuées dans ces zones montrent l'accumulation de mycélium au voisinage des tissus de soutien (fig. 26). La structure anatomique de la nervure comprend des faisceaux libero-ligneux entourés surtout de collenchyme à parois plus ou moins épaissies ; il y a également quelquefois des cellules de sclérenchyme à parois très épaisses. Les espaces intercellulaires de ces tissus sont trop petits pour permettre aux hyphes de se glisser dans eux. Sur les coupes on voit en effet très bien

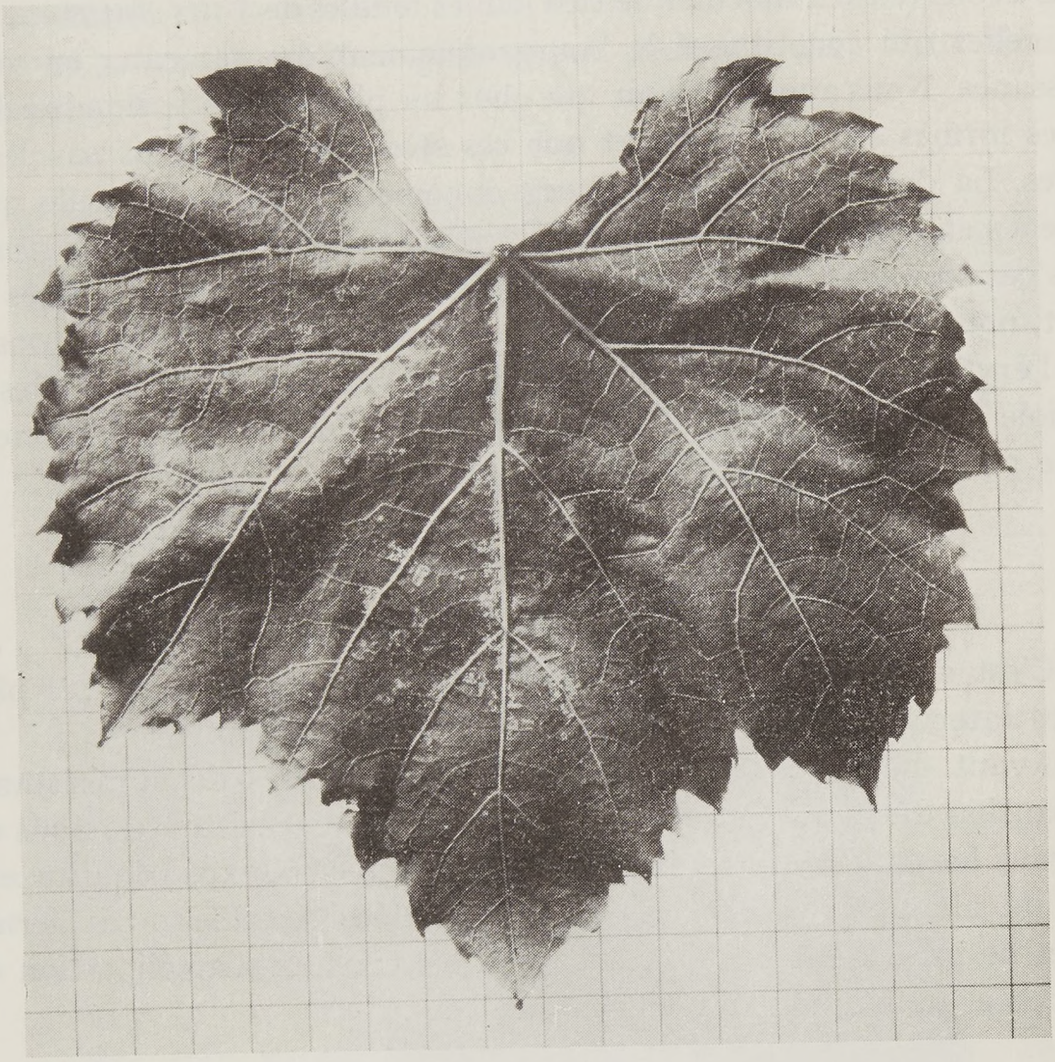


FIG. 25. — Taches de mildiou sur feuille adulte de *V. vinifera* var. Aramon. Remarquer leur délimitation par des nervures d'ordre divers.

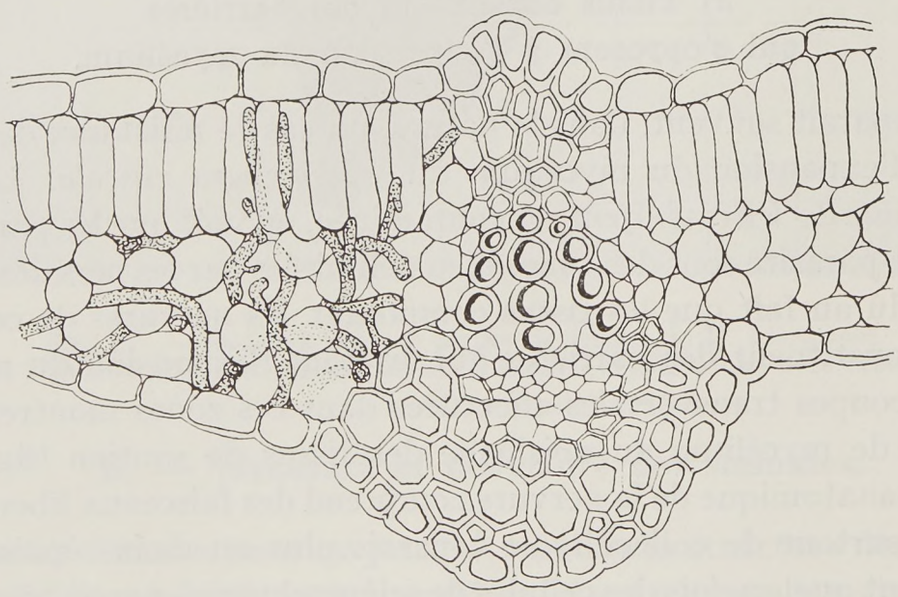


FIG. 26. — Coupe transversale d'une feuille adulte de vigne infectée par le *Plasmopara viticola* au voisinage d'une nervure. Le mycélium ne peut s'immiscer dans les tissus de soutien de la nervure.

que le mycélium s'arrête à la fin des tissus palissadique et lacuneux sans jamais pénétrer dans les tissus de soutien de la nervure.

Chez les jeunes feuilles, les nervures ne constituant pas un obstacle à la propagation du mycélium parce que les cellules de leurs tissus de sou-

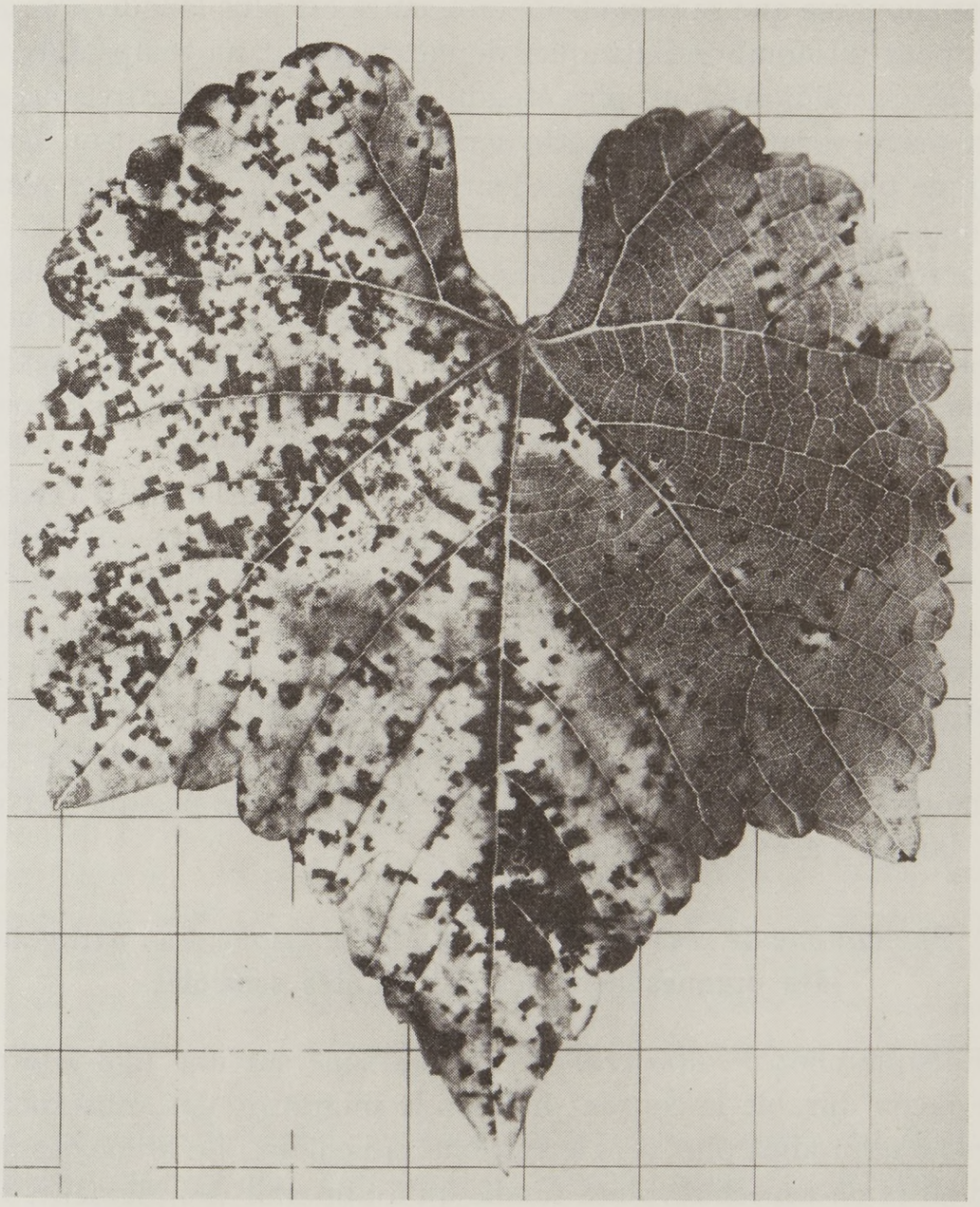


FIG. 27. — Atteintes de mildiou sur feuille de l'hybride F_1 41 B (*V. vinifera* var. Chasselas × *V. Berlandieri*) infectée en pépinière au mois d'octobre. Les parties envahies par le mycélium sont les parties polygonales foncées où la chlorophylle n'a pas été détruite. Le restant de la feuille, indemne de mildiou, présentait une couleur jaune ou très légèrement verdâtre selon les endroits.

tien n'ont pas de parois épaissies ou lignifiées, l'infection se traduit par l'apparition de grandes taches circulaires peu nettement délimitées (fig. 15).

Grâce à ce phénomène de résistance à l'expansion, on peut expliquer dans une certaine mesure, les différences dans la sensibilité existant entre des variétés de *V. vinifera*. Si l'on compare le comportement à l'égard du

mildiou, du feuillage d'une variété à époque de maturité des raisins précoce, au comportement du feuillage d'une variété à époque de maturité des raisins tardive, on constate que la seconde a un feuillage paraissant plus sensible que celui de la première. En réalité, cela provient surtout du fait que la variété tardive a des feuilles « jeunes » beaucoup plus longtemps que l'autre parce que sa période de croissance est plus longue. Par conséquent, pour un nombre d'attaques donné, pendant un temps déterminé, les taches de mildiou seront plus étendues sur la variété tardive que sur la variété précoce, puisque chez cette dernière, les feuilles ayant un âge physiologique plus avancé, elles possèdent des tissus de soutien des nervures qui s'opposeront davantage à l'expansion du mycélium.

Le rôle des nervures des feuilles adultes comme tissus barricades peut être également constaté à l'automne. Lors du jaunissement automnal des feuilles, la chlorophylle ne se détruit pas dans les parties atteintes par le mildiou. On constate que ces parties vertes sur fond jaune sont toujours bien délimitées par des nervures d'ordre divers (fig. 27).

Un phénomène analogue de résistance à l'expansion, dû à l'existence de tissus barrières, se produit aussi dans les rafles de grappes atteintes par le mildiou. On constate fréquemment que des grappes dont certaines parties des axes sont altérées et de couleur brunâtre par suite de la présence de mycélium de *Plasmopara*, peuvent continuer à se développer et arriver à maturité sans se dessécher. Cela est dû à l'impossibilité qu'a le mycélium de porter atteinte au système vasculaire. Des coupes transversales dans la rafle montrent en effet que le mycélium se développe presque exclusivement dans le parenchyme cortical.

b) Phénomène de résistance lié à un état physiologique particulier des organes herbacés des plantes sensibles.

Lorsque chez *V. vinifera*, un traumatisme sur une tige interrompt d'une façon durable le courant libérien,la migration des substances élaborées ne se produit plus vers le système radiculaire. Le limbe des feuilles prend alors un aspect révoluté tandis qu'il apparaît des pigments rouges chez les variétés à baies rouges ou roses (phénomène appelé « rougeau ») et des pigments jaunes chez les variétés à baies blanches ou grises (phénomène appelé « flavescence »). Dans la nature on constate que ces feuilles ne sont pas atteintes par le mildiou.

Nous avons cherché à savoir pour quelle raison le *Plasmopara viticola* ne se développait pas dans ces feuilles. Pour cela nous avons inoculé en boîte de Pétri des feuilles flavescentes (c'est-à-dire jaunes) de *V. vinifera* var. *Aramon gris* comparativement à des feuilles normales (c'est-à-dire vertes) du même cépage. Les pourcentages de stomates attirant 0, 1, 2 etc., jusqu'à 14 zoospores sont donnés dans le tableau IV.

Il résulte de l'examen du tableau IV que les feuilles flavescentes ont un nombre de stomates pénétrés par les zoospores aussi important que les feuilles vertes. Il apparait aussi très nettement que les stomates des

TABLEAU IV

*Pourcentages de stomates de feuilles flavescentes et de feuilles normales d'*Aramon gris *attirant un nombre variable de zoospores.*

Feuille	Pourcentage de stomates attirant un nombre de zoospores de :														
	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Normale (verte)	65,86	19,16	7,18	5,98	1,79										
Normale (verte)	81,88	10,86	2,17	4,34	0,72										
Flavescente (jaune)	86,92	1,53	0,76	0,76	1,53	3,07	0,76		1,53				1,53	0,76	0,76
Flavescente (jaune)	83,17	5,60			1,86	2,80	0,93	0,93	0,93	1,86	1,86				

feuilles jaunes, lorsqu'ils attirent des zoospores, en attirent davantage. En effet, chez les feuilles vertes la moyenne du nombre de zoospores par stomate est 1,7 avec un nombre maximum de 4, tandis que chez les feuilles atteintes de flavescence la moyenne du nombre de zoospores par stomate est de 6,3 et 4,8 avec un maximum de 14.

Au cours de l'infection artificielle que nous avons réalisée sur ces deux types de feuilles, après la durée de la période stérile, les feuilles vertes ont présenté des conidiophores tandis qu'il ne s'en formait pas sur les feuilles jaunes. Chez ces dernières, des coupes transversales ont montré que le mycélium émis par les zoospores ne se développait pas au-delà de la chambre sous-stomatique.

Donc chez les feuilles de plantes atteintes de rougeau ou de flavescence le mycélium du *Plasmopara viticola* ne peut pas se développer dans les tissus. Il est difficile de trouver la raison qui s'oppose à ce développement. En effet, ces feuilles de vigne présentent un état physiologique considérablement modifié par rapport aux feuilles normales. Les feuilles atteintes de rougeau ou de flavescence ont une plus grande concentration du suc cellulaire. D'après L. RAVAZ et G. VERGE (1923) les mesures cryoscopiques du suc extrait à la presse, de feuilles atteintes de rougeau (ou de flavescence) et de feuilles normales, sont pour les feuilles vertes Δ — 0,90 et pour les feuilles rouges ou jaunes Δ — 1,34. On pourrait alors penser que la pression osmotique des cellules de l'hôte étant probablement supérieure à la pression osmotique du mycélium celui-ci ne pourrait plus prélever chez la plante

les substances dont il a besoin pour se développer. Mais l'absence de développement du mycélium peut être due à d'autres causes comme par exemple l'accumulation dans ces feuilles de certaines substances qui seraient toxiques à l'égard du champignon.

Cette cause accidentelle de résistance au mildiou a son importance dans le cas où on effectue des semis de pépins de *V. vinifera* et qu'on les soumet, lorsqu'ils ont atteint un certain développement, à l'action des attaques du mildiou. On obtient toujours quelques plantes présentant une résistance pratiquement absolue au champignon. Ces plantes ont parfois été prises pour des types nouveaux de *V. vinifera* résistants au mildiou. En réalité, si on observe ces plants de semis on s'aperçoit que leurs feuilles sont révolutées, jaunes ou rouges, et qu'au niveau du collet de la plante il s'est produit une incision annulaire à la suite de la putréfaction du liber pour une cause jusqu'à présent inconnue.

B. — Causes de la résistance à l'expansion chez les espèces résistantes.

Nos recherches sur ce sujet ont tout d'abord consisté dans l'observation de la manifestation de la résistance au mildiou dans diverses conditions, cela dans le but d'éliminer l'influence de certains facteurs du milieu sur les phénomènes de résistance et également dans le but de dissocier le complexe constitué par les différentes causes de résistance.

Ensuite nous avons tenté, chaque fois que nous l'avons pu, de vérifier les hypothèses faites à ce sujet et nous avons essayé d'apporter des précisions supplémentaires sur l'action de ces causes de résistance.

a) Étude de la manifestation de la résistance dans diverses conditions.

Nous avons étudié les relations entre le *Plasmopara viticola* et certaines Vitacées de résistance différente :

— au cours d'infections en plein air,

— au cours d'inoculations sur feuilles isolées en survie en boîte de Pétri,

— au cours d'inoculations de cultures *in vitro* de tissus émis par des tiges.

1° Manifestation de la résistance au cours d'infections se produisant en plein air

Les infections de plein air peuvent se produire sur tous les organes herbacés dont les plus intéressants pour notre travail sont les feuilles à différentes époques de leur vie, les inflorescences et les grappes.

Nos observations en plein air ont été effectuées dans deux sortes de milieu, à différentes époques du cycle végétatif.

Ces milieux sont d'une part des vignes ou des collections constituées par des souches d'âge varié, et d'autre part des pépinières irriguées établies en vue de la production de racinés ou de greffés-soudés de variétés de vignes cultivées.

Les observations ont été effectuées à différentes époques de l'année :

— Dans les vignes et les collections elles ont été faites durant les mois de juin et de juillet. Au cours de cette période le champignon connaît certaines années un développement considérable ; ses attaques portent alors sur les feuilles jeunes et adultes, les inflorescences et les grappes.

— Dans les vignes et les collections, ainsi qu'en pépinière, des observations ont été effectuées durant le mois d'octobre où souvent les pluies favorisent le mildiou qui attaque alors les feuilles adultes ou en sénescence. En pépinière, la croissance des plantes se poursuivant à l'automne, on peut également faire au cours de cette période des observations concernant les attaques de mildiou sur jeunes feuilles.

1. — *Manifestation de la résistance sur le feuillage.*

On sait que lorsqu'une plante des espèces sensibles : *V. vinifera*, *V. Californica* ou *V. Arizonica* a ses feuilles attaquées par le *Plasmopara viticola*, les atteintes de celui-ci se manifestent au bout de la période d'incubation par des décolorations du limbe, et lorsque le degré hygrométrique est suffisant, par une émission importante de sporangiophores très ramifiés et portant de nombreux sporanges.

Sur les feuilles jeunes ces « taches » de mildiou sont étendues, à bords mal délimités et de forme à peu près circulaire. Sur les feuilles plus âgées les taches sont au contraire peu étendues, à bords bien délimités et de forme polygonale par suite de l'opposition des tissus de soutien des nervures à l'expansion du mycélium.

Dans tous les cas : feuilles jeunes, adultes ou en sénescence, et le plus souvent lorsque l'émission des sporangiophores a eu lieu, un abaissement du degré hygrométrique de l'air amène la dessiccation des taches qui ne s'étendent alors que très peu.

Que se passe-t-il lorsqu'on observe le comportement vis-à-vis du *Plasmopara viticola* de plantes résistantes, c'est-à-dire dont les organes herbacés ne sont pas détruits par le mildiou, ou tout au moins ne le sont pas aussi rapidement que dans le cas des espèces très sensibles?

Les atteintes de mildiou les plus limitées que l'on puisse observer sont constituées par des nécroses brunes stomatiques, ou très légèrement péristomatiques, qui apparaissent par exemple quand on effectue des inoculations en plein air de feuilles de certaines variétés comme *V. rotundifolia*

et *V. riparia*. De telles nécroses (fig. 28) peuvent également apparaître au cours de la période humide de l'automne, dans les plantations et dans les pépinières, lorsque se produisent naturellement des contaminations. La couleur brune de ces nécroses, qui intéressent le stomate et une ou plusieurs cellules adjacentes, est plus ou moins marquée ; dans le cas de l'hybride interspécifique complexe 23-18 Seyve-Villard, ces nécroses sont particulièrement discrètes (fig. 29).

Le plus fréquemment ces symptômes nécrotiques punctiformes ne sont pas accompagnés d'une émission de sporangiophores ; quand celle-ci se produit les sporangiophores sont peu nombreux et peu garnis en sporanges.

Chez ces mêmes plantes, il arrive fréquemment que la nécrose s'étende plus ou moins autour du stomate par où a pénétré la zoospore sans pour cela atteindre l'étendue d'une zone internervale élémentaire. Cela est particulièrement visible sur la figure 28, où l'on aperçoit des nécroses plus ou moins étendues.

Chez des plantes que l'on peut considérer comme moins résistantes que les précédentes, on constate que les atteintes de mildiou se traduisent par l'apparition de nécroses du limbe plus importantes. Celles-ci, qui paraissent résulter de la dessiccation de parties de feuilles plus ou moins étendues, sont la plupart du temps limitées par des nervures d'ordre divers (fig. 30). Nos observations nous ont montré que leurs caractéristiques sont les suivantes :

Leur étendue est plus ou moins grande selon que :

— pour une même plante on fait des observations sur des feuilles jeunes ou sur des feuilles adultes ; sur ces dernières les nervures les plus petites arrêtent souvent l'expansion du mycélium et par suite les taches sont d'étendue plus faible ;

— on a affaire à des plantes de résistance différente, les plantes les plus résistantes de ce type ayant des dessiccations intéressant un seul espace internerval élémentaire.

Enfin ces zones infectées présentent une émission de sporangiophores plus ou moins nombreux ou n'en présentent pas du tout. On observe des sporangiophores seulement lorsque la dessiccation est intervenue après la fin de la période stérile. On constate d'ailleurs pour une plante donnée, que c'est surtout au printemps et en été que cette dessiccation intervient avant l'émission des sporangiophores. Nous aurons d'ailleurs l'occasion de revenir sur ce phénomène.

Enfin chez un groupe de plantes qui sont encore moins résistantes il apparaît, en plus des nécroses stomatiques et des nécroses internervales, des zones de limbe décolorées du type de celles que l'on voit sur les feuilles des plantes sensibles. Ces symptômes sont habituellement accompagnés d'une sortie importante de sporangiophores bien développés.

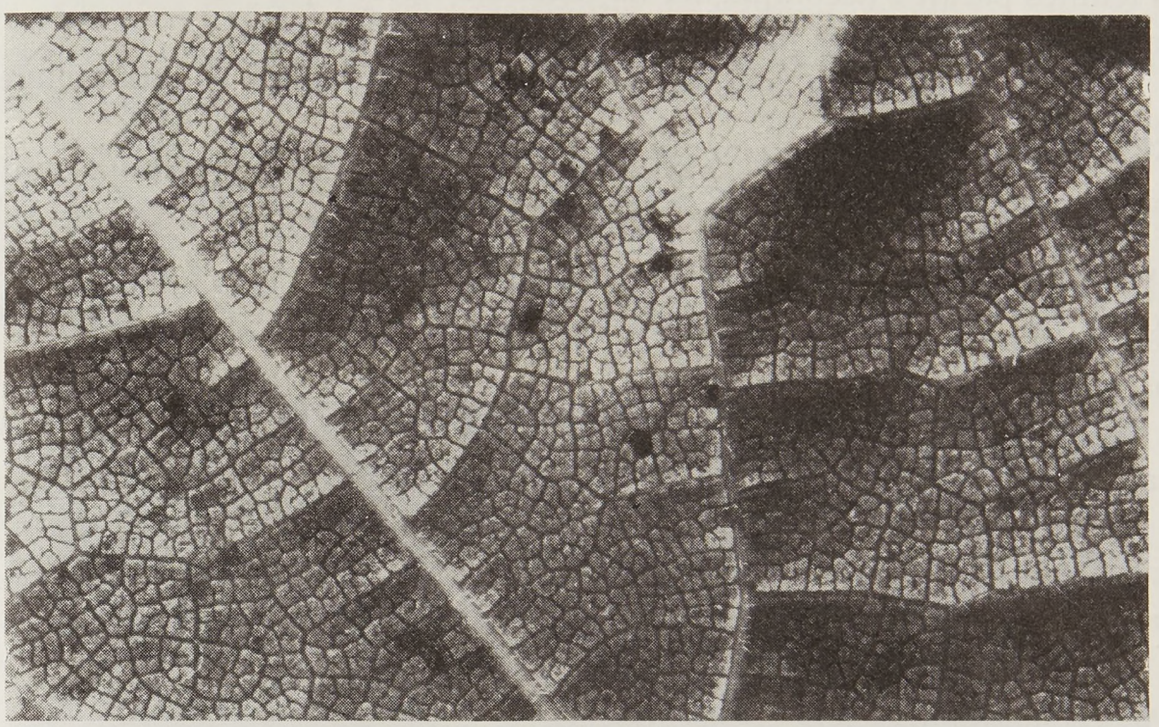


FIG. 28. — Nécroses péristomatiques apparues sur la face inférieure d'une feuille de *V. riparia* infectée par le *Plasmopara viticola* en pépinière (octobre 1955) (G = 5).

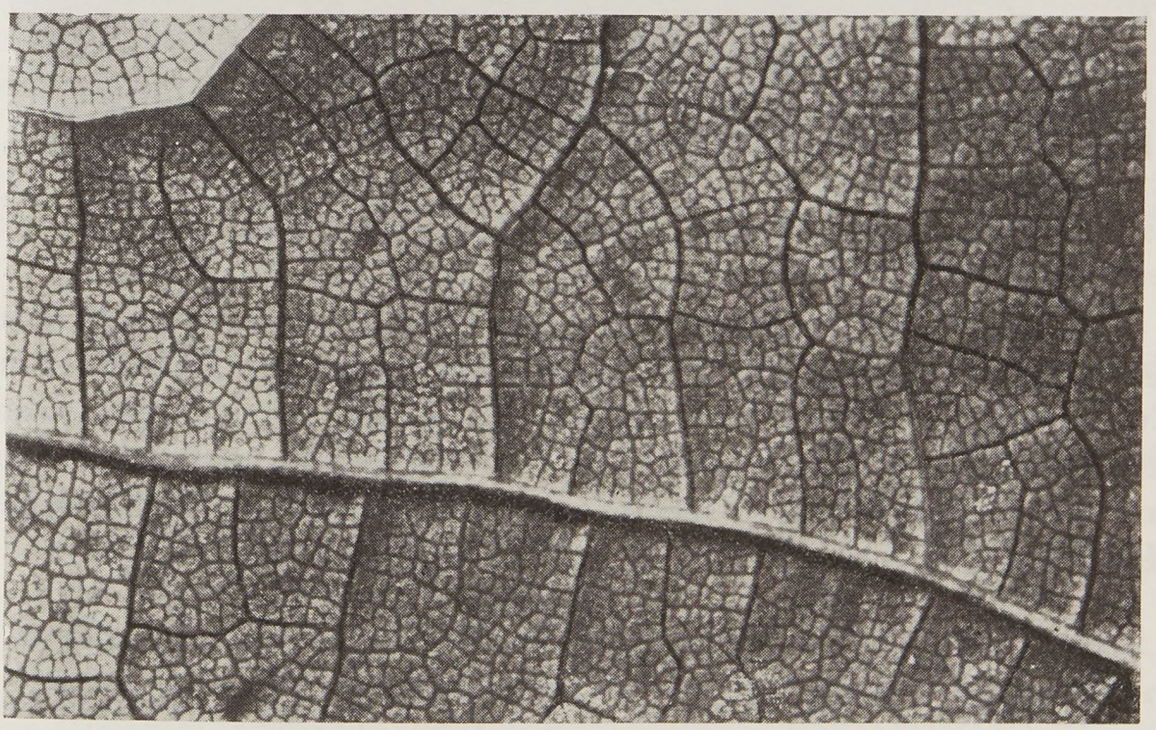


FIG. 29. — Nécroses péristomatiques très discrètes sur la face inférieure d'une feuille de l'hybride interspécifique complexe 23-18 Seyve-Villard, infectée par le *Plasmopara viticola* en plein champ (octobre 1955).

De tout cela on peut déduire que la manifestation de la résistance sur les feuilles paraît s'accompagner de réactions nécrotiques de la part de la plante hôte. Elles nous paraissent déjà être de deux types :

— d'une part des nécroses localisées aux stomates et aux cellules adjacentes ;

— d'autre part des nécroses plus importantes intéressant toute l'épaisseur du limbe compris entre des nervures d'ordres divers et qui, pour une plante donnée, interviennent d'autant plus que le milieu dans lequel elle vit connaît des périodes à degré hygrométrique peu élevé.

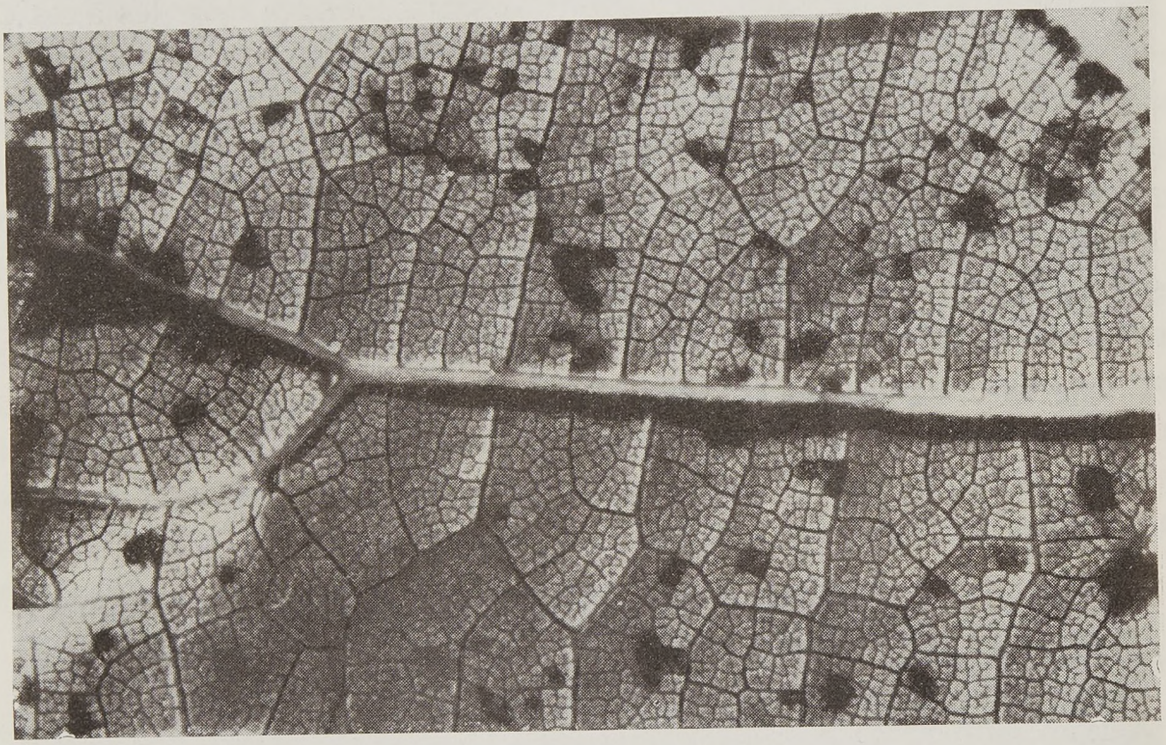


FIG. 30. — Nécroses internervales sur feuille de l'hybride interspécifique complexe 18-315 Seyve-Villard infectée en plein champ par le *Plasmopara viticola* (octobre 1955).

La résistance s'accompagne également d'une réduction de l'étendue des zones infectées par le mycélium du champignon, et corrélativement d'une diminution de l'émission des sporangiophores. Lors de l'observation de ces deux derniers phénomènes chez les Vitacées on constate une variation continue, aussi est-il difficile de mettre en évidence des degrés bien définis.

2. — *Manifestation de la résistance sur les inflorescences et les grappes.*

Les années à mildiou intense on sait que les plantes sensibles comme *V. vinifera* ont leurs inflorescences infectées et rapidement envahies par le champignon qui y produit des sporangiophores et amène leur dessiccation (« rot gris »). Lorsque la floraison a eu lieu les atteintes du *Plasmopara* sont localisées aux axes de la grappe (« rafle » et pédicelles des grains) et aux grains qui prennent une couleur brune (« rot brun ») ; dans les parties

atteintes des axes qui brunissent légèrement, le mycélium est localisé dans la zone corticale et n'atteint que rarement le système vasculaire.

Chez les plantes les plus résistantes au mildiou, même les années où le parasite connaît un grand développement, on n'observe aucune atteinte sur les grappes.

Chez les plantes dont la résistance est moins grande on observe les symptômes suivants qui ont une intensité et une fréquence proportionnelles à leur sensibilité générale au mildiou.

Certaines inflorescences peuvent être détruites avant la floraison.

Dans d'autres cas, au moment de la floraison et peu de temps après :

— il apparaît des nécroses plus ou moins étendues sur les axes des grappes ;

— on note quelquefois la dessiccation d'une quantité plus ou moins importante de boutons floraux ;

— on constate également la destruction d'un certain nombre d'ovaires ou de baies de petite taille ainsi que la nécrose des pédicelles qui les portent ;

— il arrive que des grappes ayant la plupart de leurs ovaires ou baies détruits et les pédicelles de ceux-ci nécrosés, ne portent pas de lésions sur le restant de leurs axes ;

— il arrive aussi que des boutons floraux atteints par le mildiou donnent par la suite des baies parfaitement saines.

Enfin les plantes assez peu résistantes peuvent présenter des attaques de mildiou sur les grains de raisin en cours de croissance se traduisant par des nécroses brunes du type « rot brun ».

Lorsqu'on peut trouver les points par où l'infection s'est produite, sur les pétales des boutons floraux par exemple, on constate fréquemment chez les plantes résistantes la formation de nécroses stomatiques brunes.

D'après nos observations, la résistance au mildiou chez les grappes paraît se caractériser par :

— une moins grande facilité d'attaque des différentes parties de ces organes ;

— une diminution considérable des possibilités d'expansion du mycélium lorsque le parasite a pénétré en certains de leurs points.

3. — *Conclusion.*

A la suite des observations effectuées en plein champ, on peut penser avec HUSFELD et NYSTERAKIS que réactions nécrotiques et résistance sont liées. Ces auteurs prétendent que ces nécroses agissent à la façon d'une barrière circonscrivant les progrès du mycélium.

Nous avons vu que les mortifications qui apparaissent notamment sur les feuilles sont au moins de deux types : nécroses stomatiques ou péristo-

matiques et dessiccations du limbe. Cette distinction n'a été effectuée par aucun des chercheurs précédents. Le rôle respectif de chacun de ces processus nécrogènes dans la résistance reste à préciser. On peut se demander en particulier pour quelle raison deux plantes, sur les feuilles desquelles des nécroses stomatiques identiques interviennent, peuvent différer en ce qui concerne l'émission de sporangiophores : l'une d'elles n'en présentant pas, l'autre pouvant en émettre une quantité notable.

Husfeld a d'ailleurs supposé l'existence d'une autre cause de résistance qui limiterait le développement du mycélium dans les tissus de l'hôte. C'est bien l'hypothèse que l'on peut formuler d'après nos observations concernant la résistance des grappes au mildiou chez les plantes résistantes, où la progression centripète du mycélium du champignon est considérablement ralentie : des boutons floraux recouverts de sporangiophores pouvant par exemple libérer des ovaires exempts de mildiou.

Les incertitudes précédentes nous ont amené à reprendre l'étude des phénomènes de résistance dans d'autres conditions de milieu en utilisant notamment la technique des feuilles détachées des plantes et isolées en survie en chambre humide.

2° Manifestation de la résistance au cours d'inoculations réalisées sur feuilles isolées en survie en boite de Pétri

Cette technique permet d'opérer dans des conditions de milieu constantes et bien déterminées, alors que les infections de plein air sont soumises aux conditions climatiques ; en particulier les variations de l'état hygrométrique peuvent amener la formation de dessiccations dans les zones de limbe infectées avant que l'infection soit arrivée à son terme, c'est-à-dire avant l'émission de sporangiophores.

1. — *Matériel et méthodes.*

Nous avons étudié le déroulement de l'infection chez cinq espèces de Vitacées : *V. rotundifolia* (classe de résistance O), *V. rubra* (I), *V. riparia* (I), *V. rupestris* (III), *V. vinifera* (V).

Pour chacune de ces espèces, sur la face inférieure de feuilles isolées en survie en boîte de Pétri, on a disposé des gouttelettes d'eau bidistillée dans lesquelles une grande quantité de sporanges de *Plasmopara viticola* a été apportée.

Une première série d'inoculations a été réalisée dans le but de déterminer le moment de l'apparition des nécroses stomatiques à deux températures différentes : 17° et 24°.

Une deuxième série d'inoculations a été effectuée à la température de 24° en vue d'étudier à intervalles de temps réguliers le développement et la croissance du mycélium. Pour chaque espèce on a fixé, à partir de

6 heures et jusqu'à 98 heures après l'inoculation, une série de zones de limbe infectées par le champignon. Des coupes transversales de feuilles ont été effectuées sur le matériel fixé aux heures suivantes après l'inoculation : 6 heures, 12 heures, 20 heures, 24 heures, 30 heures, 36 heures, 42 heures, 60 heures, 78 heures, 84 heures, 98 heures. La fin de la période de reproduction, c'est-à-dire le moment de la sortie des sporangiophores se situe entre 90 heures et 98 heures. Le fixateur utilisé comprenait trois parties d'alcool absolu pour une partie d'acide acétique cristallisable. Les coupes histologiques ont été colorées après passage dans l'hypochlorite de sodium par la benzoazurine et la rosaazurine selon la technique que nous avons signalée plus haut. Les préparations ont été examinées au grossissement 900 et dans certains cas 1 800.

De cette façon, le développement du mycélium a été suivi depuis la pénétration du tube germinatif des zoospores dans les stomates jusqu'à l'émission des sporangiophores.

2. — *Observations et résultats.*

α) Description et moment d'apparition des nécroses intervenant lors de l'infection.

Quand on inocule par le *Plasmopara viticola*, des feuilles de Vitacées résistantes isolées en survie en boîte de Pétri, par exemple des feuilles

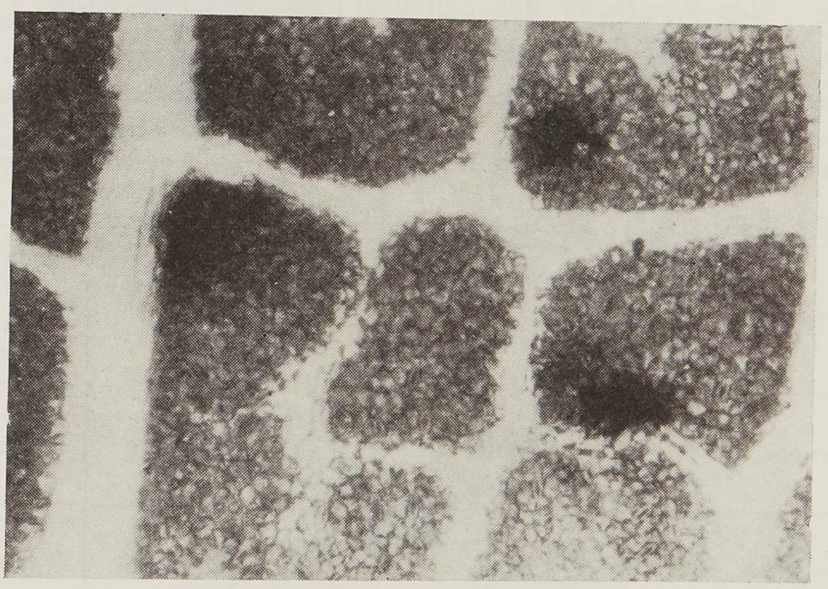


FIG. 31. — Nécroses péristomatiques apparues sur la face inférieure d'une feuille de *V. rupestris* var. du Lot inoculée en boîte de Pétri par le *Plasmopara viticola*.

de *V. rotundifolia*, de *V. riparia* et de *V. rupestris*, on est surtout frappé par l'apparition, un peu moins de vingt-quatre heures après l'inoculation, de nombreuses nécroses brunes localisées aux stomates et aux cellules voisines (fig. 31). Des coupes transversales pratiquées dans ces parties de limbe inoculées montrent que les cellules tuées renferment un contenu

brun foncé indifférencié. Ce sont des cellules de la chambre sous-stomatique qui sont ainsi atteintes ; les cellules du stomate peuvent être également endommagées. Enfin, ces nécroses peuvent s'étendre à quelques cellules du tissu lacuneux et du tissu palissadique (fig. 32-33-34).

Pour déterminer le moment d'apparition de ces nécroses nous avons opéré de la façon suivante : des feuilles de *V. rotundifolia*, *V. rubra*, *V. riparia*, *V. rupestris*, jeunes et adultes (c'est-à-dire dont la croissance était arrêtée), ont été inoculées par le *Plasmopara viticola* et placées dans deux enceintes à température différente : 17° et 24°. Nous avons suivi au microscope, à faible grossissement, l'apparition des dommages causés à certaines cellules du limbe par le champignon.

Chez la plupart des espèces, il apparaît tout d'abord des troubles cellulaires dans le tissus lacuneux, certains groupes de cellules présentent une couleur vert plus foncé quand on les examine par transparence au microscope. Ces atteintes sont en général en petit nombre.

Plus nombreuses sont les nécroses stomatiques et péristomatiques qui apparaissent ensuite.

Le tableau V donne les résultats de nos observations.

TABLEAU V

Nombres d'heures nécessaires pour qu'apparaissent, à partir de l'inoculation, les réactions des cellules lors de l'infection par le Plasmopara viticola.

Espèces	Age de la feuille	Température	
		17°	24°
V. rotundifolia	jeune	(1) néant (2) 18 h.	(1) 16 h. (2) 16 h. à 19 h.
	adulte	(1) néant (2) 17 h. 30	(1) néant (2) 16 h. à 19 h.
V. rubra	adulte	(1) 17 h. 30 (2) 17 h. 30 à 20 h. 30	(1) 16 h. 30 (2) 16 h. 30
V. riparia	jeune	(1) néant (2) 17 h. 30 à 20 h. 30	(1) 10 h. (2) 16 h. à 19 h,
	adulte	(1) 9 h. 30 (2) 17 h. 30	(1) 10 h. (2) 16 h.
V. rupestris	jeune	(1) 9 h. 30 (2) 17 h. 30	(1) 8 h, 30 (2) 16 h. 30
	adulte	(1) 9 h. 30 (2) 16 h. 30	(1) 7 h. 30 (2) 16 h. 30

(1) Apparition des troubles modifiant la coloration verte de certains groupes de cellules.
(2) Apparition des nécroses stomatiques et péristomatiques brunes.

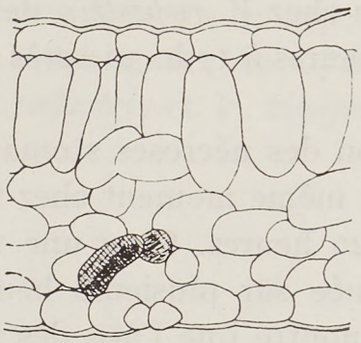


FIG. 32. — Nécrose provoquée par le *Plasmopara viticola* sur une feuille de *V. rotundifolia* inoculée en survie en boîte de Pétri.

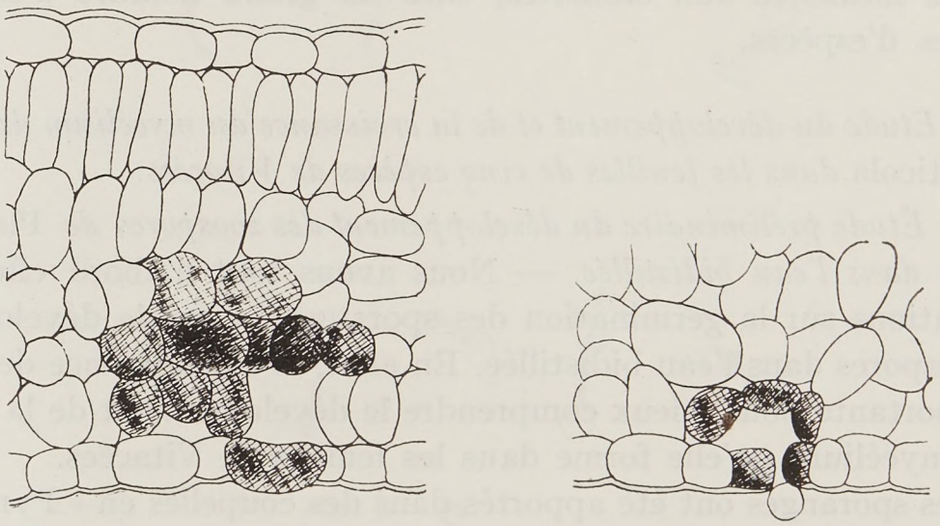


FIG. 33. — Nécroses provoquées par le *Plasmopara viticola* sur une feuille de *V. riparia* var. Gloire de Montpellier inoculée en survie en boîte de Pétri.

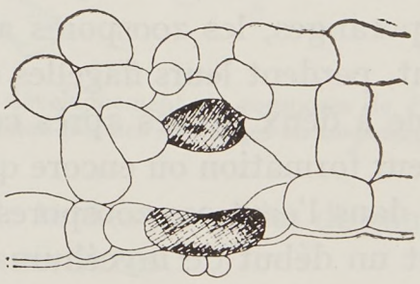


FIG. 34. — Nécrose provoquée par le *Plasmopara viticola* sur une feuille de *V. rupestris* var. du Lot inoculée en survie en boîte de Pétri.

Nous voyons que l'apparition des zones de limbe à coloration verte modifiée n'est pas toujours constante et qu'elle se produit de 7 h. 30 à 9 h. 30 après l'inoculation chez *V. rupestris*, de 9 h. 30 à 10 heures après chez *V. riparia*, et de 16 heures à 17 h. 30 après chez *V. rubra* et *V. rotundifolia*.

Le début d'apparition des nécroses stomatiques et péristomatiques survient pratiquement au même moment chez toutes les espèces, c'est-à-dire entre 16 heures et 20 heures. Chez une même espèce l'apparition des nécroses est échelonnée sur plusieurs heures.

Enfin le tableau V montre que l'âge des feuilles et la température n'ont pas une très grande influence sur la manifestation des phénomènes précédents.

A l'occasion de nombreuses autres observations, nous avons pu vérifier une durée identique de ce temps de latence dans l'apparition des nécroses localisées aux stomates, chez un grand nombre d'espèces et hybrides d'espèces.

β) *Etude du développement et de la croissance du mycélium de* Plasmopara viticola *dans les feuilles de cinq espèces de Vitacées.*

— *Étude préliminaire du développement des zoospores de* Plasmopara viticola *dans l'eau bidistillée.* — Nous avons tout d'abord effectué des observations sur la germination des sporanges et sur le développement des zoospores dans l'eau bidistillée. En effet, la connaissance de ces faits est importante pour mieux comprendre le développement de la zoospore et du mycélium qu'elle forme dans les feuilles de Vitacées.

Des sporanges ont été apportés dans des coupelles en « Pyrex » contenant de l'eau bidistillée. A la température de 20°, leur germination, c'est-à-dire la libération des zoospores a demandé une heure environ. Immédiatement après, une série de coupelles a été placée à la température de 24° et une autre à 17°.

A ces deux températures nous avons pu constater que deux heures après leur sortie des sporanges, les zoospores arrêtent leur mouvement natatoire, s'arrondissent, perdent leurs flagelles et commencent à former un tube germinatif. Une à deux heures après ce stade, c'est-à-dire trois à quatre heures après leur formation ou encore quatre à cinq heures après l'apport des sporanges dans l'eau, ces zoospores ont formé un tube germinatif, une vésicule et un début de mycélium proprement dit, organes dans lesquels a migré le protoplasme de ces zoospores (fig. 35). A ce moment leur développement paraît définitivement arrêté.

Grâce à ce moyen, nous connaissons donc l'état de développement des zoospores quatre à cinq heures après l'inoculation.

— *Étude du développement des zoospores et du mycélium formé à partir d'elles dans les feuilles des Vitacées.* — Nous avons représenté par des

dessins effectués à la chambre claire la plupart des cas observés pour chaque série de coupes effectuées aux heures indiquées précédemment. Dans les figures 36 à 55 nous donnons les aspects les plus caractéristiques du développement et de la croissance du mycélium chez *V. rotundifolia*, *V. rubra*, *V. riparia*, *V. rupestris* et *V. vinifera*.

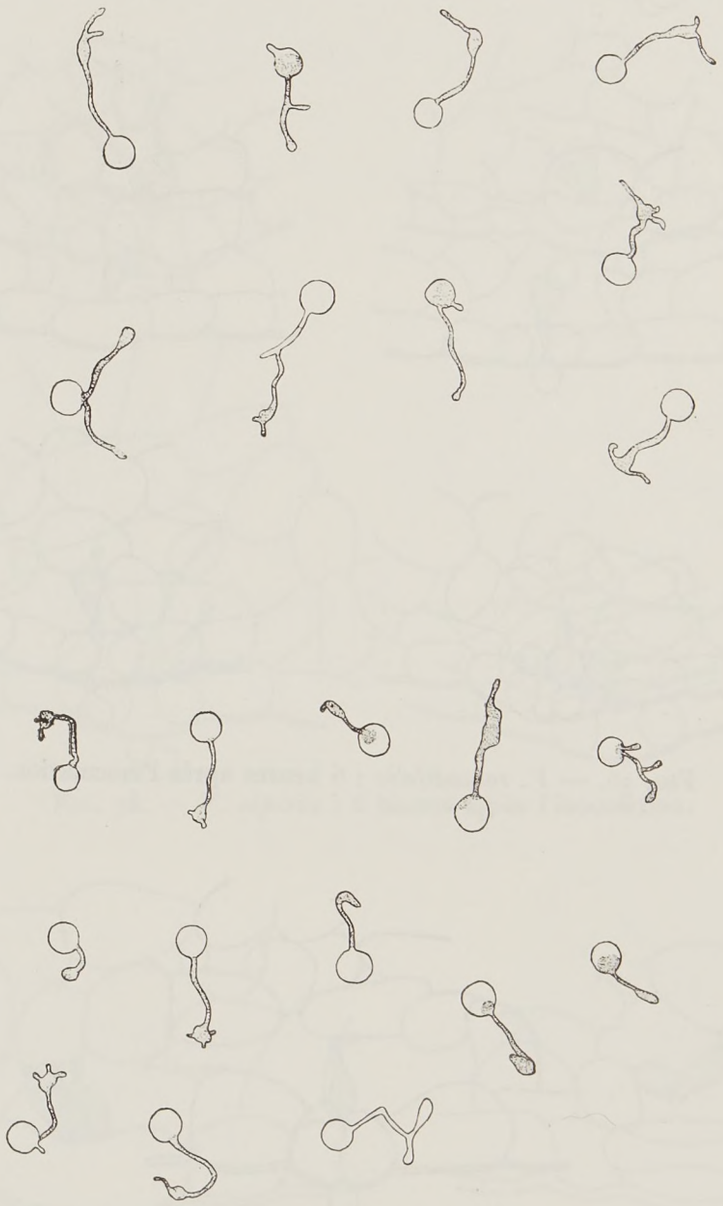


FIG. 35. — État de développement de zoospores de *Plasmopara viticola*, quatre heures après leur émission par des sporanges en suspension dans de l'eau bidistillée.

L'étude comparée de toutes ces séries de coupes nous a permis d'effectuer les remarques suivantes :

Développement du mycélium. — Chez toutes les espèces de Vitacées, à partir du moment de l'inoculation, il s'écoule un temps assez long avant que les relations de parasitisme soient établies. Celles-ci peuvent être considérées comme existantes quand le mycélium a formé des suçoirs, c'est-à-dire quand son développement ne repose plus uniquement sur les réserves de la zoospore.

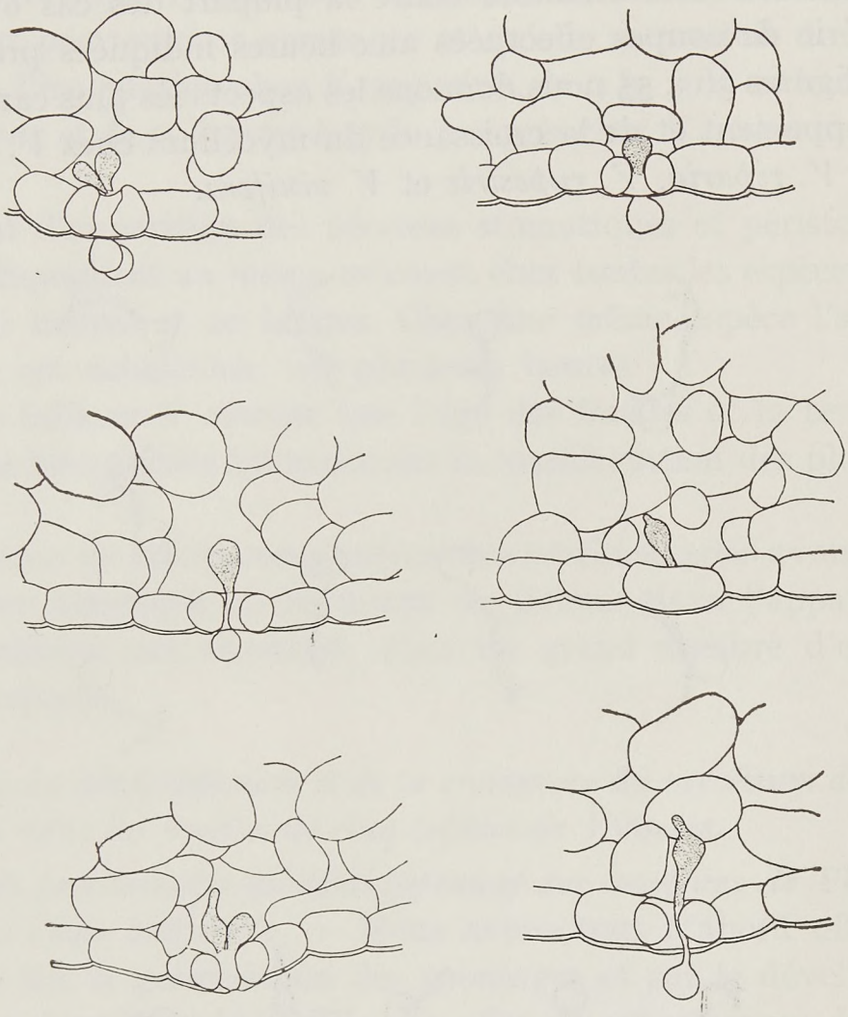


FIG. 36. — *V. rotundifolia* : 6 heures après l'inoculation.

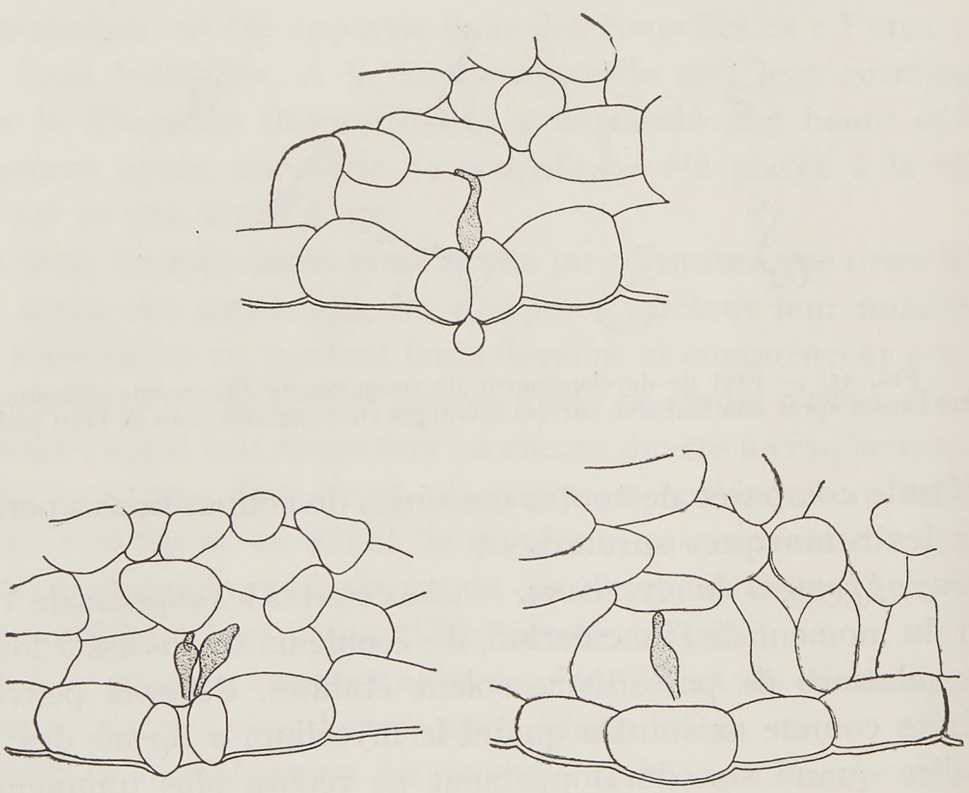


FIG. 37. — *V. rubra* : 6 heures après l'inoculation

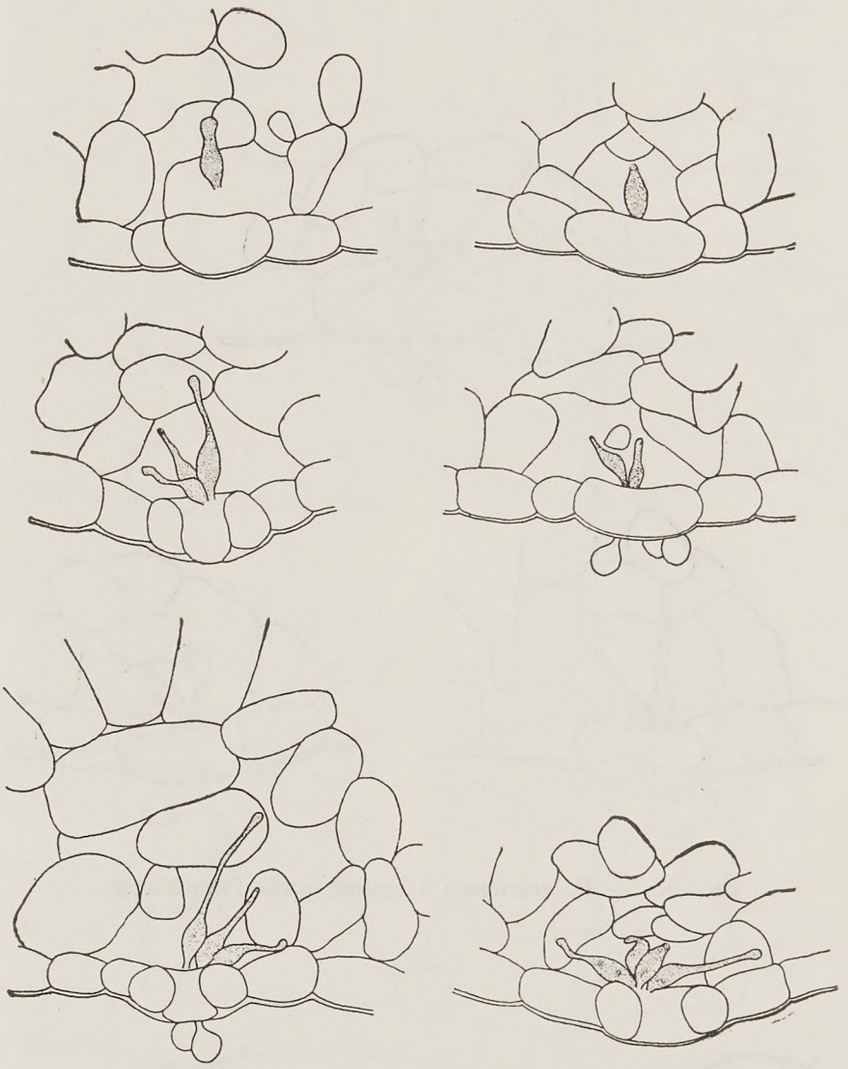


FIG. 38. — *V. riparia* : 6 heures après l'inoculation.

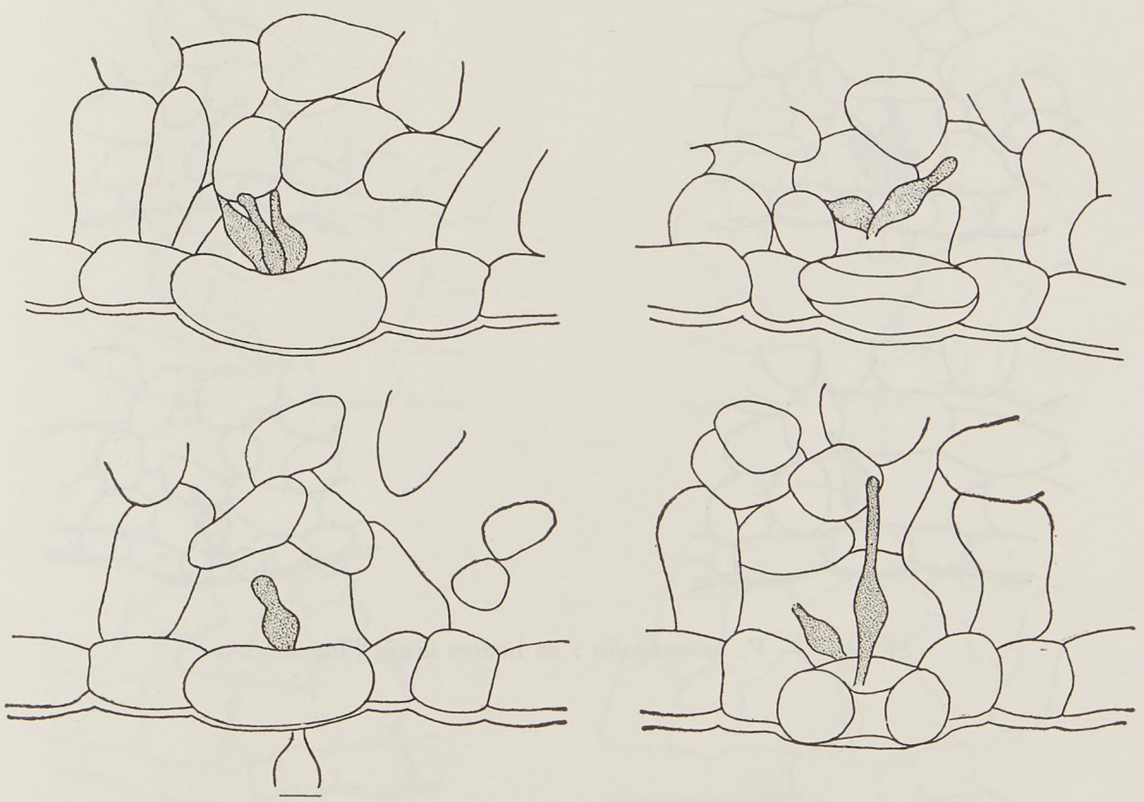


FIG. 39. — *V. rupestris* : 6 heures aprés l'inoculation.

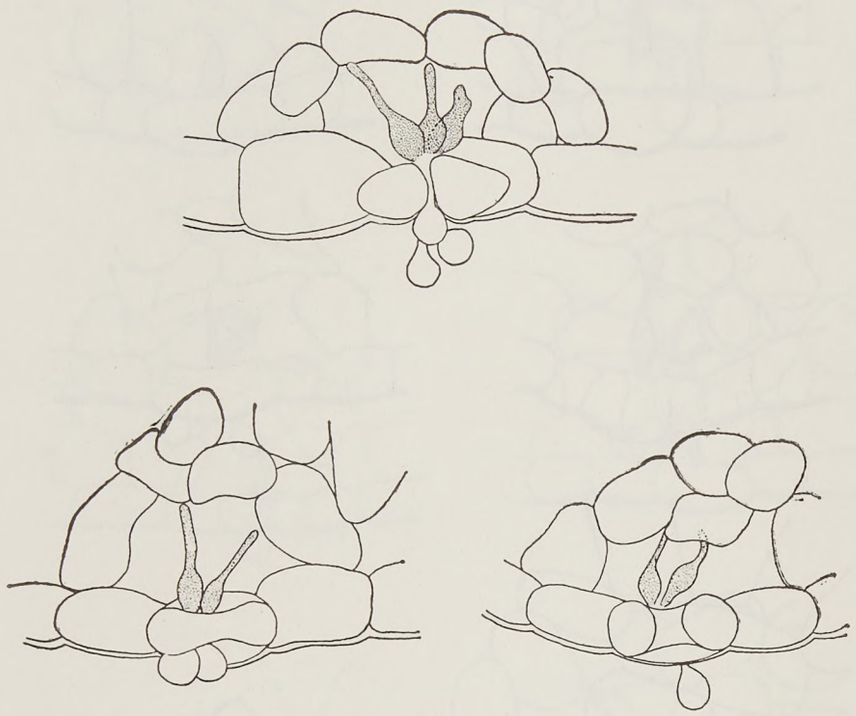


FIG. 40. — *V. vinifera* : 6 heures après l'inoculation.

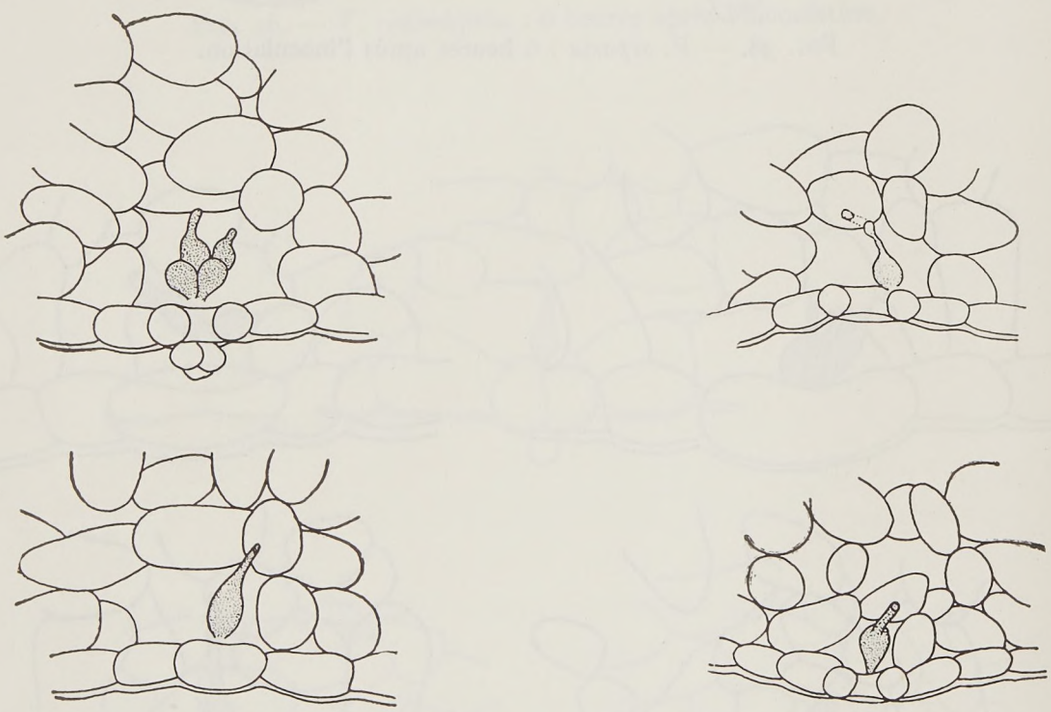


FIG. 41. — *V. rotundifolia* : 20 heures après l'inoculation.

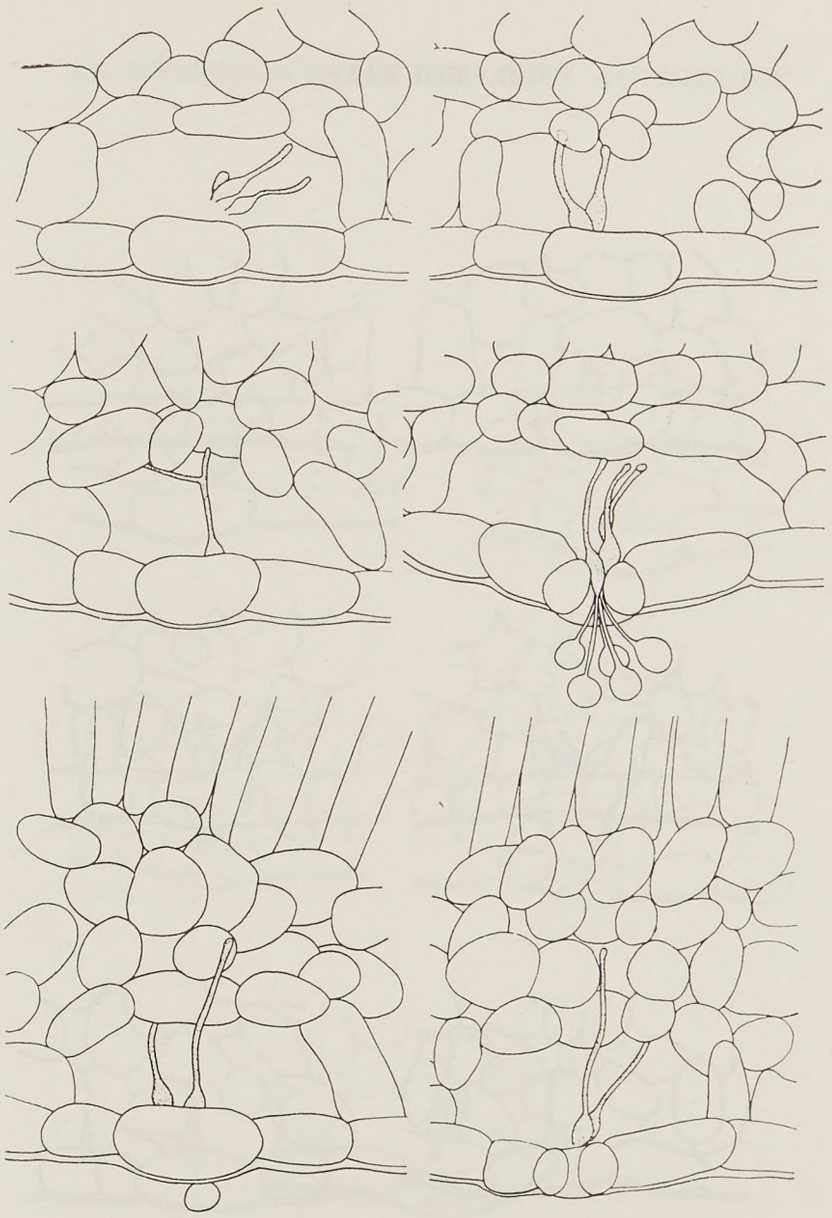


FIG. 42. — *V. rubra* : 20 heures après l'inoculation.

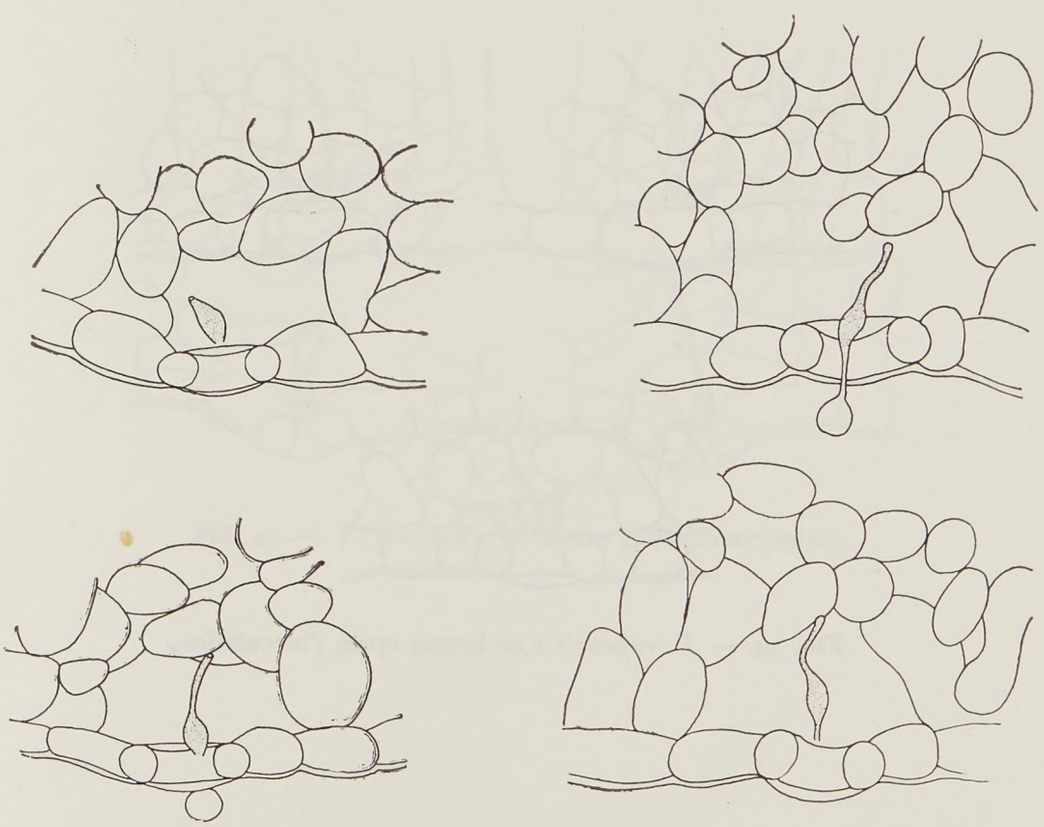


FIG. 43. — *V. riparia* : 20 heures après l'inoculation.

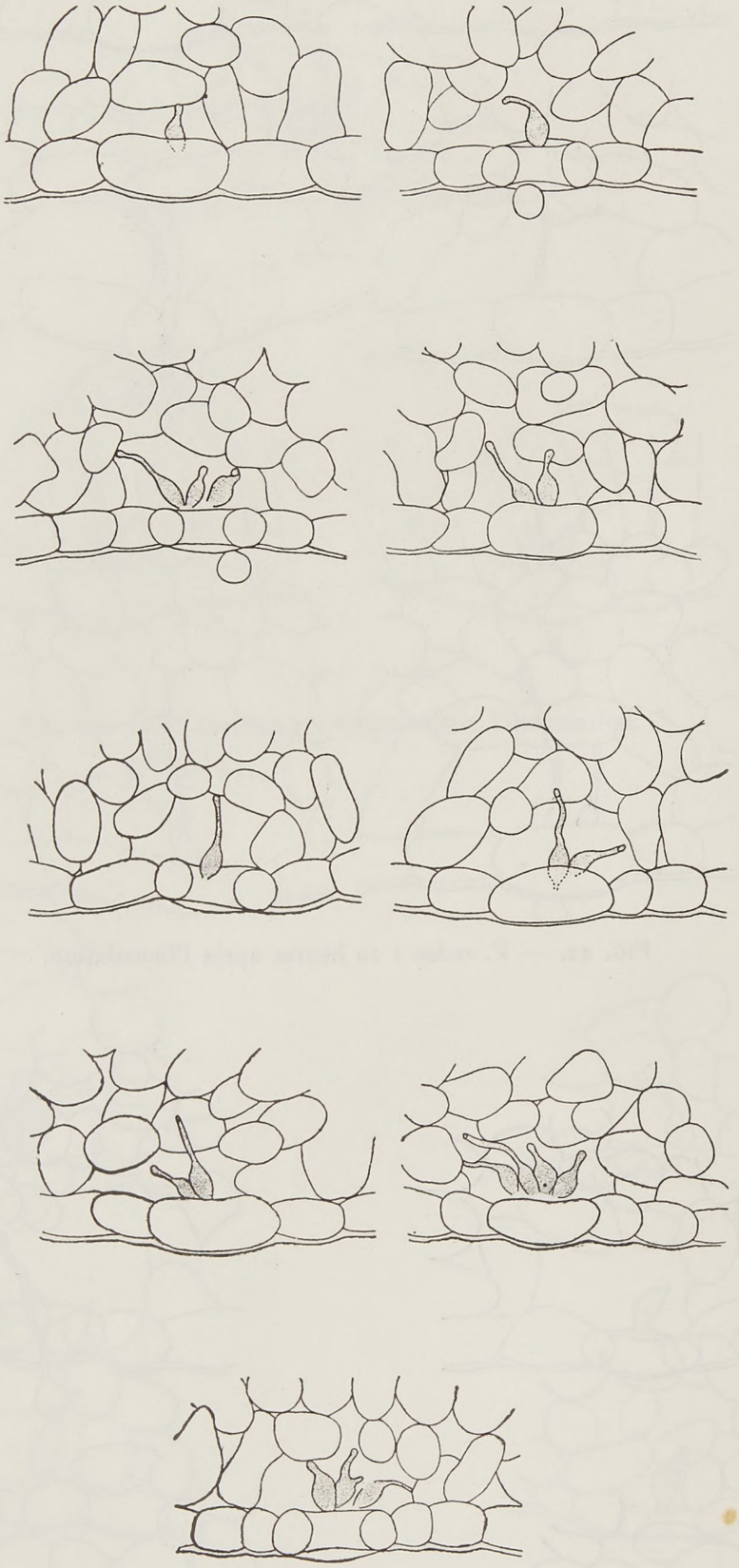


FIG. 44. — *V. rupestris* : 20 heures après l'inoculation.

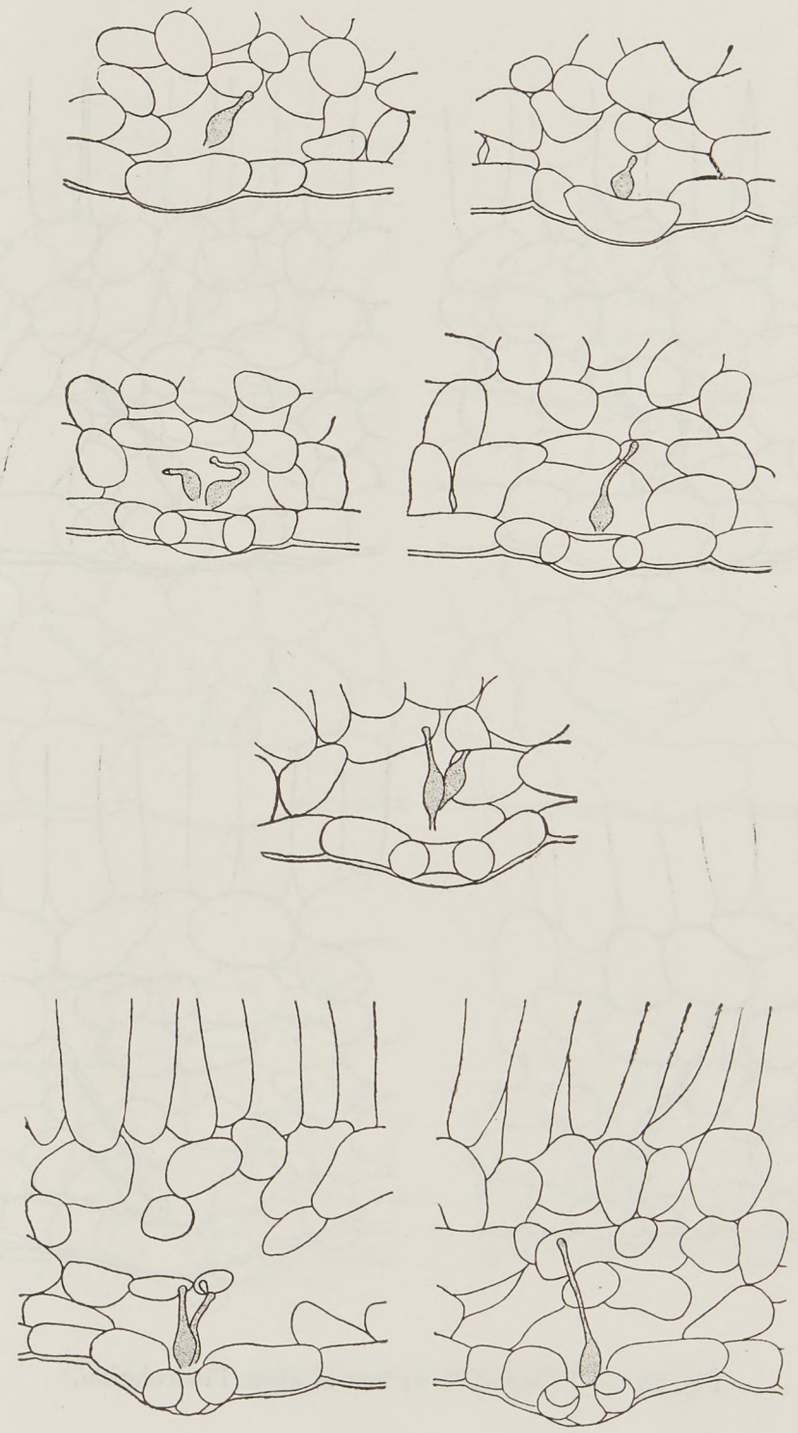


FIG. 45. — *V. vinifera* : 20 heures après l'inoculation.

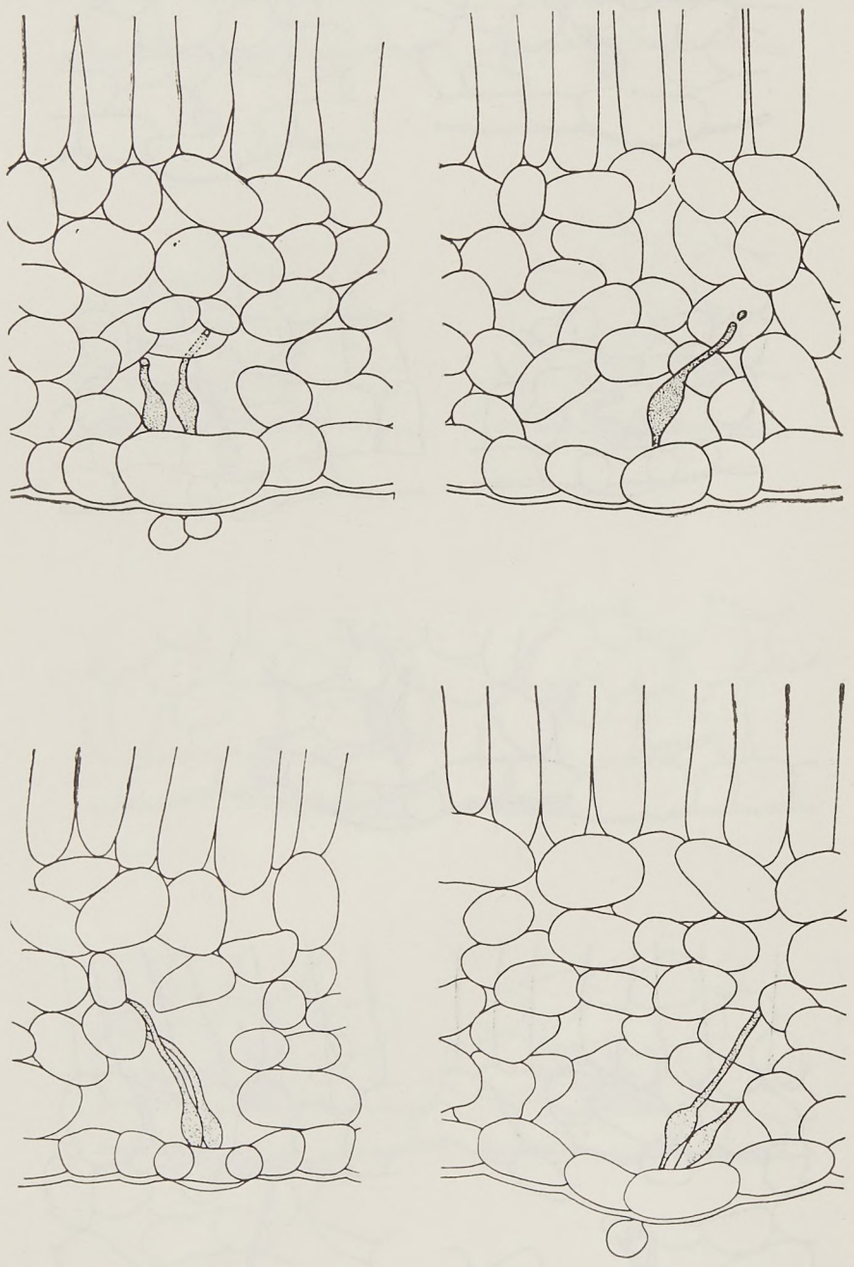


Fig. 46. — *V. riparia* : 24 heures après l'inoculation.

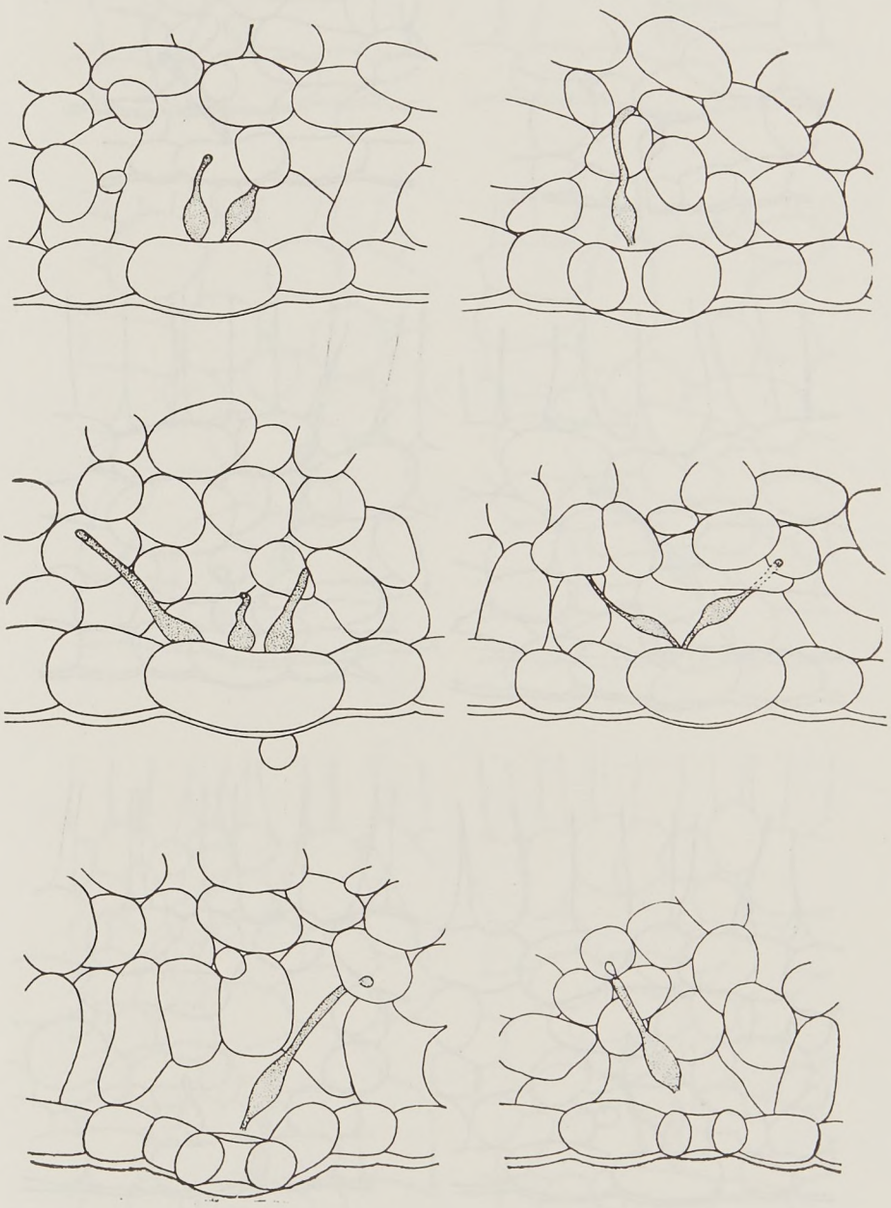


FIG. 47. — *V. rupestris* : 24 heures après l'inoculation.

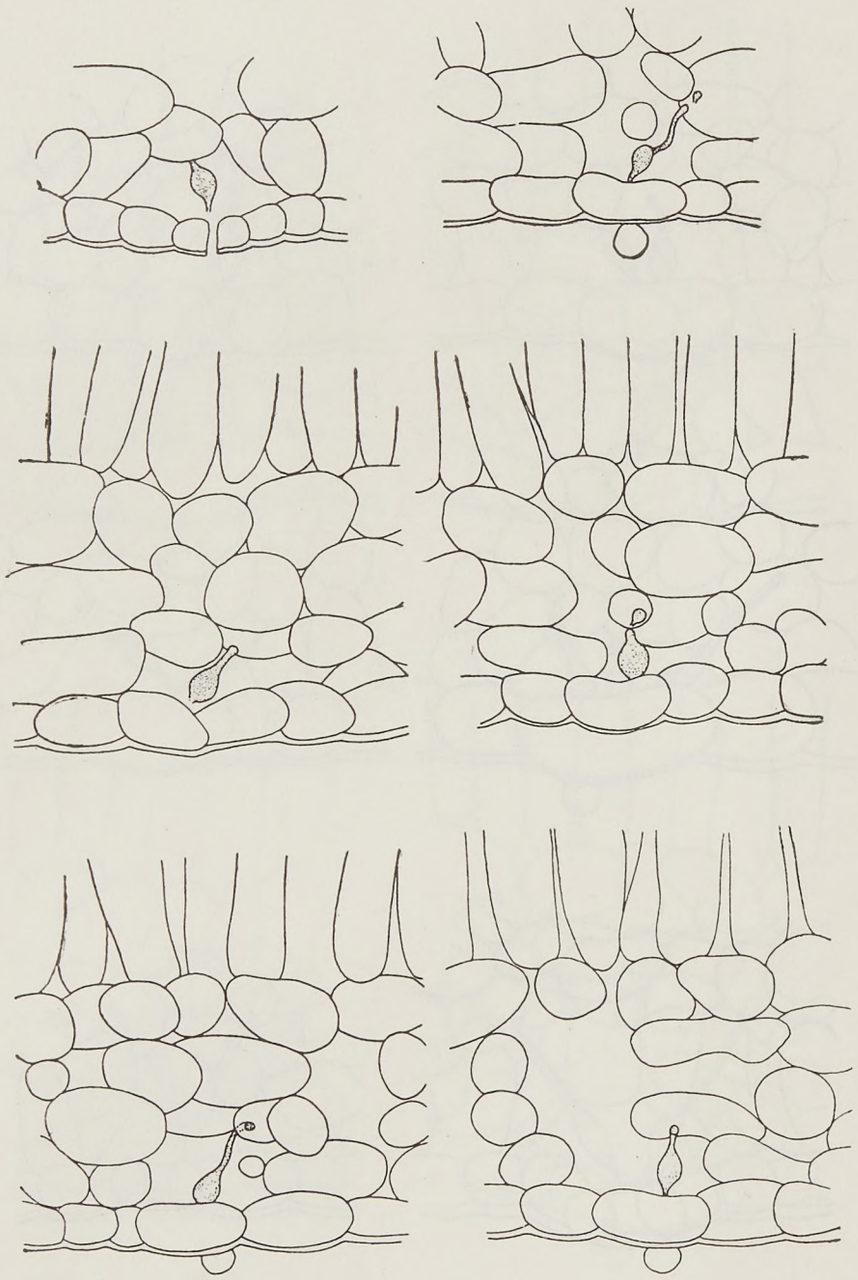


FIG. 48. — *V. rotundifolia* : 30 heures après l'inoculation.

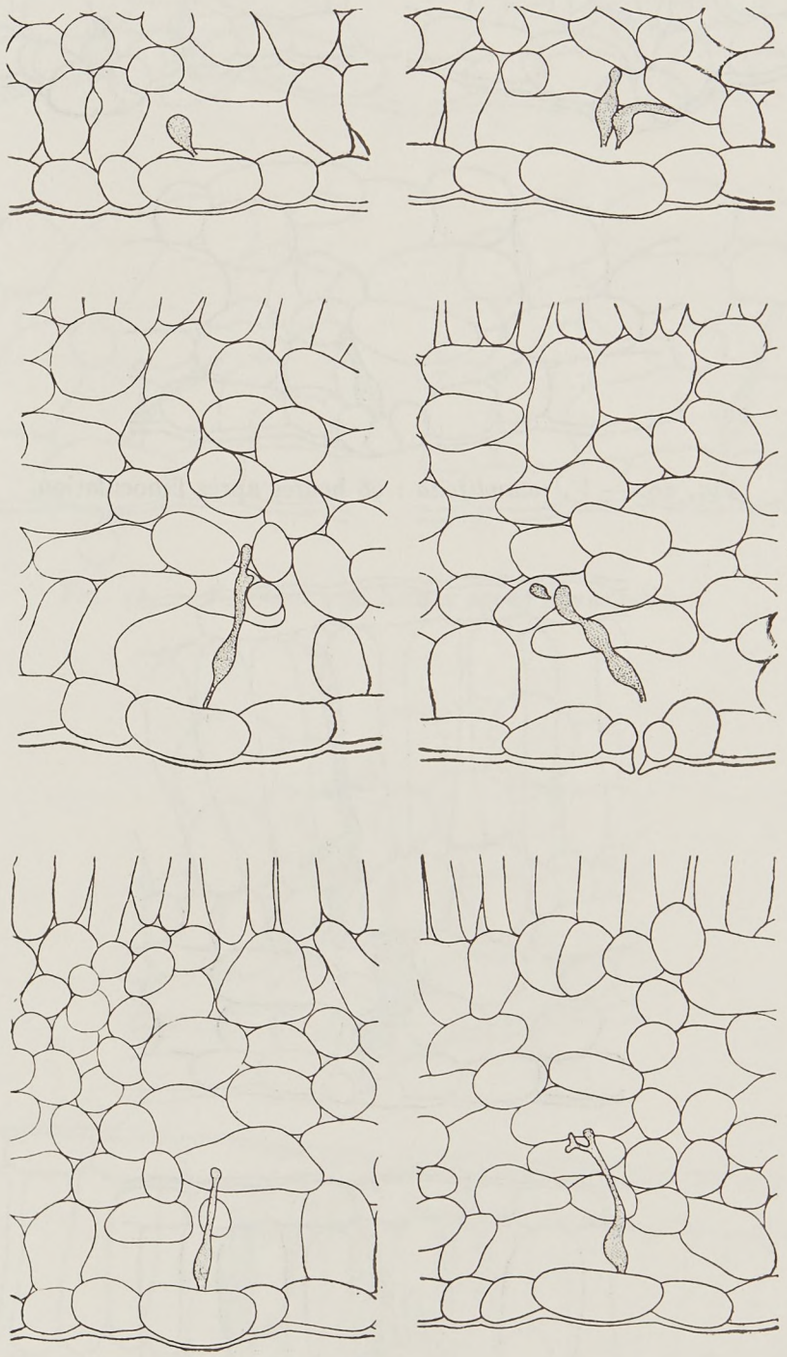


FIG. 49. — *V. rubra* : 30 heures après l'inoculation.

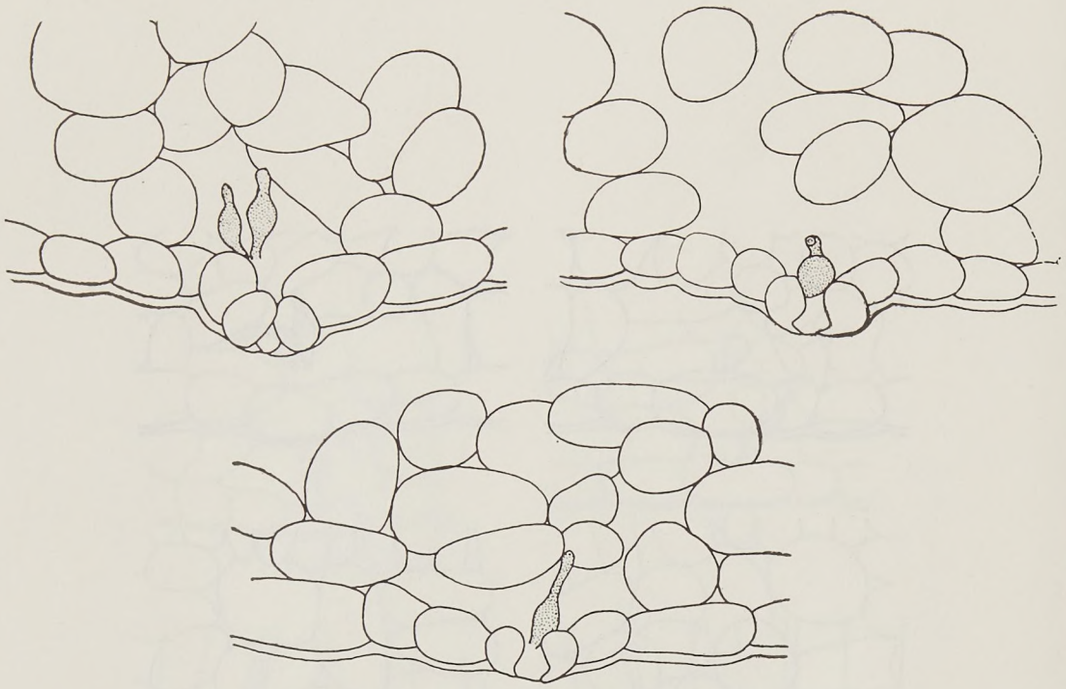


FIG. 50. — *V. rotundifolia* : 98 heures après l'inoculation.

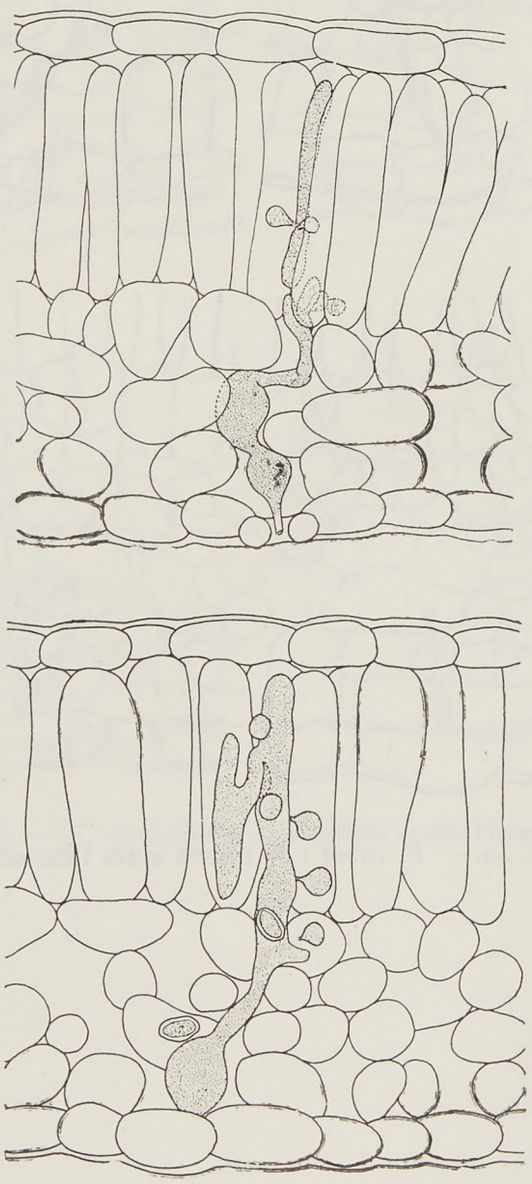


FIG. 51. — *V. rotundifolia* : 98 heures après l'inoculation.

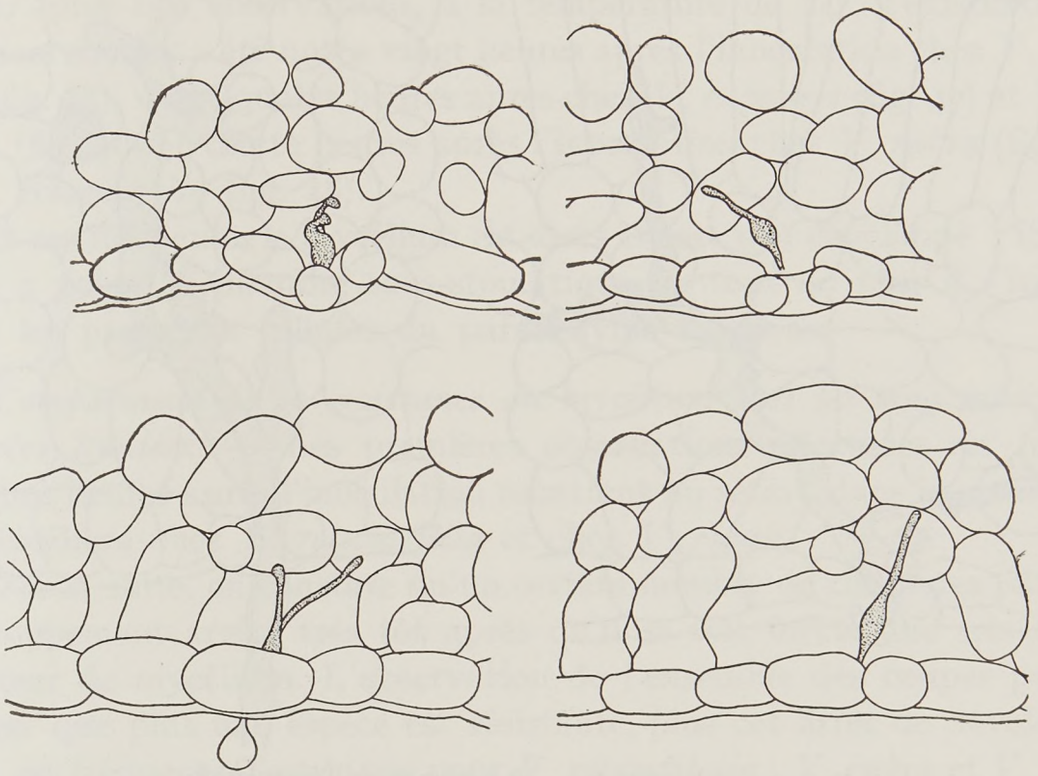


FIG. 52. — *V. rubra* : 98 heures après l'inoculation.

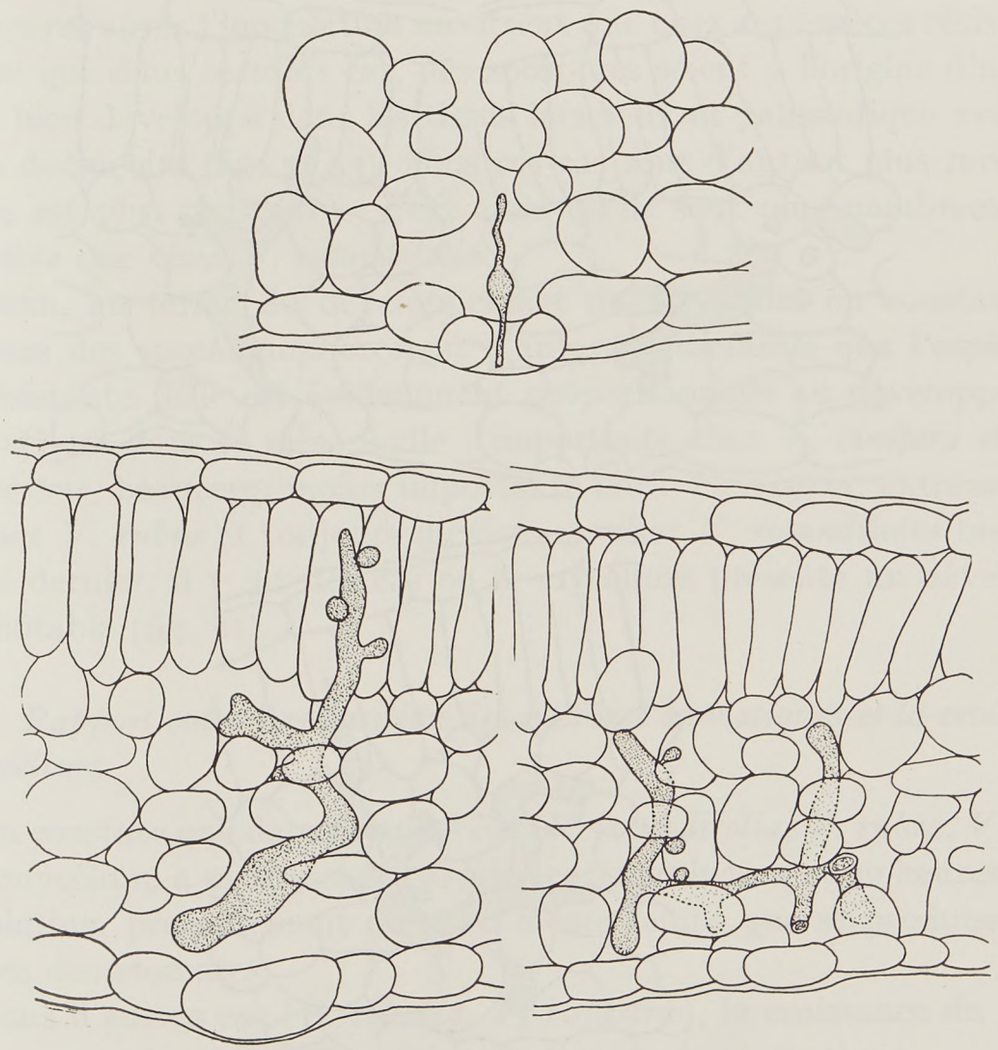


FIG. 53. — *V. riparia* : 98 heures après l'inoculation.

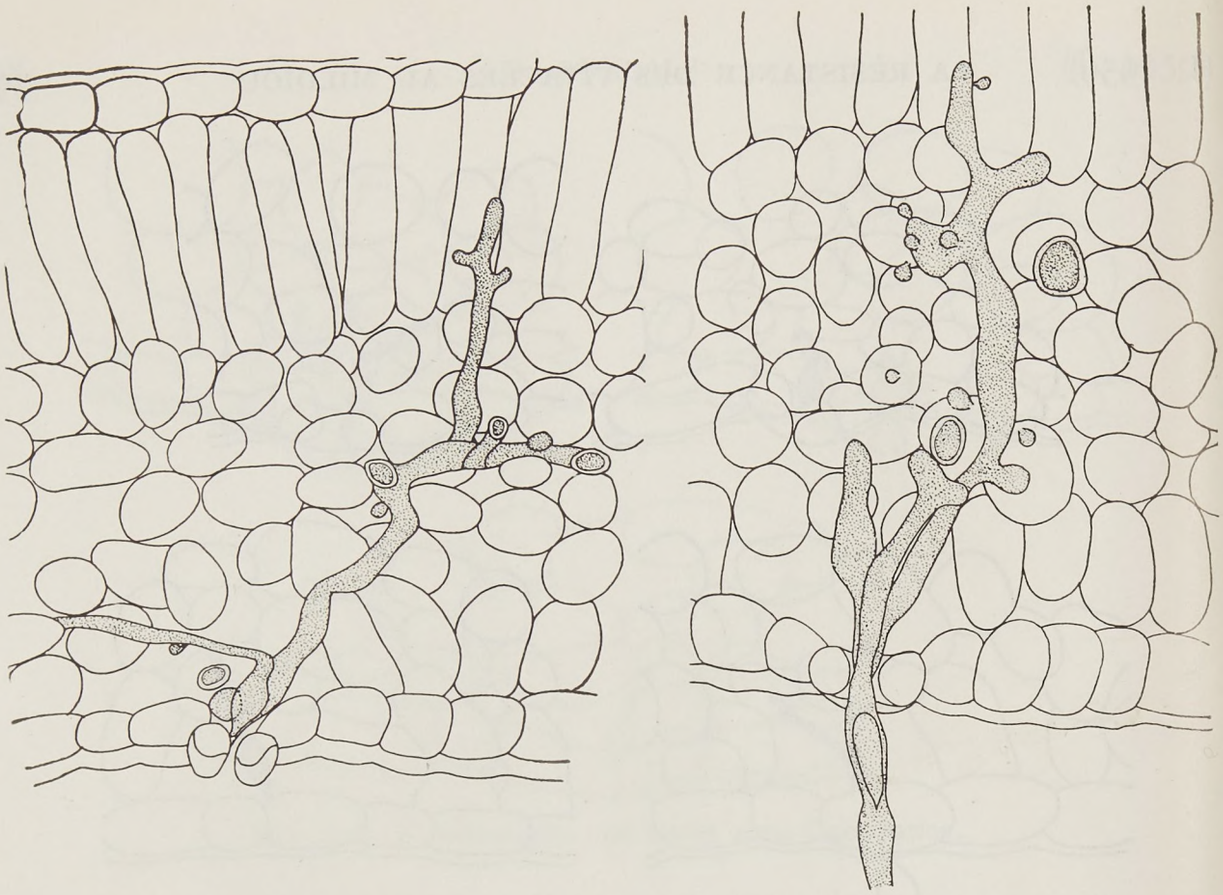


FIG. 54. — *V. rupestris* : 98 heures après l'inoculation.

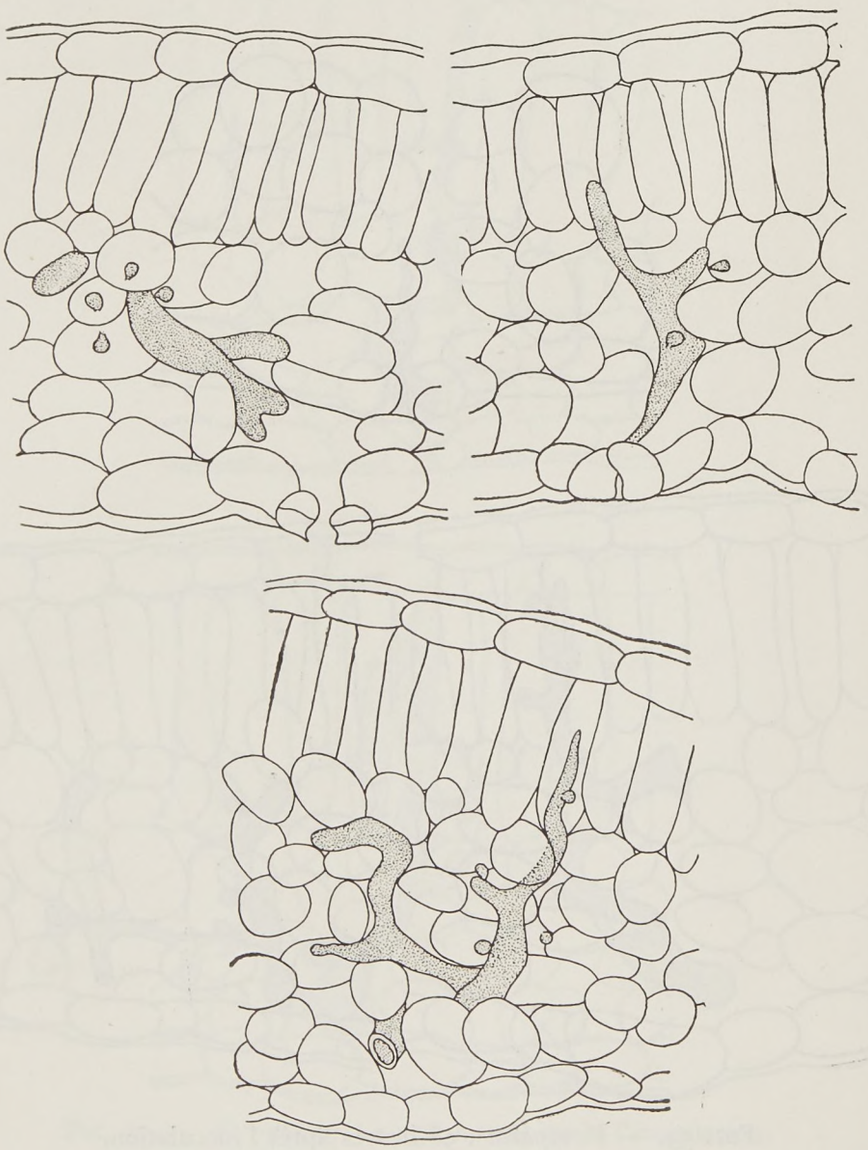


FIG. 55. — *V. vinifera* : 98 heures après l'inoculation.

D'après nos observations, à la température de 24°, l'existence des premiers suçoirs a été notée vingt heures après l'inoculation chez *V. vinifera* (fig. 45), vingt-quatre heures après chez *V. rupestris* (fig. 47) et *V. riparia* (fig. 46) et trente heures après l'inoculation chez *V. rubra* (fig. 49) et *V. rotundifolia* (fig. 48).

A ces moments, le mycélium est alors encore peu développé : il traverse à peine la chambre sous-stomatique ou tout au plus il s'insinue entre les premières cellules du parenchyme lacuneux.

Comparaison de la croissance du mycélium chez les cinq espèces de Vitacées étudiées. — Les premières observations effectuées six heures et douze heures après l'inoculation montrent un retard dans la croissance du mycélium chez *V. rotundifolia* et chez *V. rubra*.

Par la suite, on constate qu'un certain nombre de zoospores ont leur développement arrêté très tôt après qu'il se soit formé une très faible longueur de mycélium. L'observation de l'ensemble des coupes permet de voir que plus une espèce est résistante, plus cet arrêt de développement est fréquent. C'est le cas pour *V. rotundifolia* , *V. rubra* et *V. riparia*.

Néanmoins, les coupes effectuées 60 heures, 78 heures, 84 heures et 98 heures après l'inoculation montrent que chez ces espèces résistantes il arrive que dans certains cas, des zoospores soient à l'origine d'un mycélium bien développé dans les tissus lacuneux et palissadique avec formation de suçoirs (fig. 51,53). Mais ces cas sont d'autant plus rares que l'espèce est plus résistante : c'est ainsi qu'ils sont plus nombreux chez *V. riparia* que chez *V. rotundifolia*.

Enfin, au terme du développement du mycélium on constate que l'émission des sporangiophores est d'autant plus faible que l'espèce est plus résistante. Elle est évidemment proportionnelle au développement du mycélium dans le mésophylle : importante chez *V. vinifera* et chez *V. rupestris*, beaucoup moins importante chez *V. riparia*, extrêmement rare chez *V. rubra* et toujours inexistante chez *V. rotundifolia* bien que chez ce dernier, il y ait des cas où le mycélium présente un développement notable (fig. 51).

γ) *Rapport entre l'apparition des nécroses stomatiques et la croissance du mycélium.*

On constate que dans certains cas (*V. rotundifolia, V. rubra, V. riparia*) le mycélium a sa croissance arrêtée entre 12 heures et 30 heures après l'inoculation, pratiquement donc en même temps que se produisent les nécroses des stomates.

Dans d'autres cas (*V. riparia, V. rupestris*), la croissance du mycélium se poursuit après l'apparition de la nécrose stomatique.

3. — *Conclusion.*

L'étude du développement et de la croissance du mycélium de *Plasmopara viticola*, dans les feuilles isolées en survie de cinq espèces de Vitacées de résistance différente, montre que, dans certains cas, la croissance du mycélium est arrêtée très tôt après l'inoculation, à peu près au moment où se produit la nécrose du stomate de l'hôte. On peut se demander s'il y a là une relation de cause à effet, la nécrose de l'hôte amenant la mort du mycélium ou bien s'il ne faut y voir qu'une simple coïncidence comme le laisseraient supposer les cas où le mycélium continue à se développer après l'intervention de cette nécrose.

L'étude précédente montre également que lorsque le mycélium se développe dans le mésophylle, il se développe plus ou moins selon la résistance de l'hôte, ce qui se traduit par une émission plus ou moins importante de sporangiophores ; cette limitation de l'expansion du champignon est due à une cause qui n'a rien à voir avec les nécroses qui interviennent aux stomates.

3° Manifestation de la résistance au cours d'inoculations de cultures de tissus de tige in vitro

A la suite de toutes les observations précédentes, nous avons pensé que la réalisation d'inoculations de cultures de tissus pouvait nous être d'une grande utilité pour les raisons suivantes :

— Les cals de tissus ne présentent pas d'épiderme ni de stomates, ce qui permet de mettre immédiatement en contact le mycélium formé par les zoospores avec les cellules de l'hôte dans lesquelles il peut former des suçoirs.

— A l'encontre des feuilles, où l'infection reste la plupart du temps localisée surtout lorsqu'on inocule des feuilles isolées en survie, il semble d'après Morel (1948) qu'à partir d'un point donné d'inoculation l'infection se généralise à l'ensemble des cultures de tissus ; cette technique paraît donc *a priori* intéressante pour confirmer l'hypothèse émise plus haut sur la cause de résistance qui se traduit par la limitation plus ou moins marquée de l'expansion du mycélium.

1. *Matériel.*

Au cours de 1955, nous avons préparé des cultures de tissus à partir de fragments de tiges des espèces et hybrides d'espèces suivants :

Tetrastigma lanceolarium Planch. (= *Cissus Carnosa* Lamk.) ;

Tetrastigma Voinerianum ;

Parthenocissus quinquefolia ;

Vitis rotundifolia, *V. riparia* var. Gloire de Montpellier, *V. aestivalis* var. Sauvage, *V. candicans*, *V. cordifolia* var. mâle, *V. cinerea*,

V. Berlandieri var. nº 43 Malègue, *V. reticulata*, *V. rupestris* var. du Lot, *V. Lincecumii* ;

V. vinifera var. :

— Murette, Grenache, Carignan : cépages très sensibles au mildiou ;

— Barroque, Grand Noir de la Calmette : cépages moins sensibles au mildiou.

Hybrides interspécifiques :

— *V. vinifera* × *V. Labrusca* = var. Isabelle.

— Complexes = 18.315 et 23-18 Seyve-Villard.

Nous avons pu constater que dans les conditions de culture de tissus mises au point par MOREL (1948) on obtient facilement au bout de 20 jours à un mois, à la température de 25-26º, des cals de tissus bien formés sur l'extrémité des tiges (à polarité inversée) des espèces et hybrides d'espèces suivants :

T. lanceolarium Planch. (= *Cissus Carnosa* Lamk.)

V. riparia, *V. aestivalis*, *V. candicans*, *V. cordifolia*, *V. cinerea*, *V. Berlandieri*, *V. reticulata*, *V. rupestris*, *V. Lincecumii*, *V. vinifera* var. Grand Noir, Barroque, Carignan et Grenache ; 18-315, Isabelle.

Pour ces différentes plantes la formation des cals peut, ou non, s'accompagner de formation de racines ; celles-ci sont particulièrement développées chez *V. vinifera*.

T. Voinerianum éclate à la base du fragment de rameau et ne donne pas de cal sur l'extrémité de tige située en dehors du milieu de culture.

Parthenocissus quinquefolia se comporte de façon analogue, mais il y a aussi une prolifération de tissus sur la partie de rameau située en dehors du milieu gélosé et également quelque peu au sommet (fig. 61).

Vitis rotundifolia (fig. 62), dont les fragments de rameaux provenaient de plantes cultivées en serre, a rarement formé des cals (3 sur 30 boutures), soit que les tubes étaient rapidement infectés, soit que les tiges étaient tuées par l'hypochlorite.

La variété Murette de *V. vinifera* a donné une sortie importante de racines et des proliférations cellulaires à leur point de sortie, mais pratiquement pas de cal au sommet du fragment de tige.

2. *Observations et résultats.*

α) *Formation des nécroses.*

Nous avons tout d'abord essayé de voir si, lors de l'inoculation de cultures de tissus de plantes résistantes, il apparaît des nécroses comme sur les feuilles.

Nous avons opéré pour cela sur des cals de *Parthenocissus quinquefolia*, de *V. rotundifolia*, de *V. riparia*, de *V. vinifera* var. Barroque et Grenache, de *V. rupestris*, de l'hybride 18-315 Seyve-Villard. Pour cha-

cune de ces espèces ou variétés nous avons déposé sur une série de cals une gouttelette d'eau stérile et sur une autre série de cals une gouttelette d'eau stérile contenant un grand nombre de sporanges en suspension. Huit répétitions ont été effectuées : dans quatre répétitions les gouttelettes sont demeurées douze heures sur le cal, dans quatre autres, elles ne sont restées que trois heures.

Nous avons constaté que lors de l'inoculation de cultures de *V. rotundifolia, V. riparia, V. rupestris* et 18-315 Seyve-Villard, il apparaît des nécroses (fig. 56) dans les 18 heures à 54 heures qui suivent l'inoculation. Elles sont constituées par des cellules isolées ou par des groupes de cellules tuées ayant pris une couleur brune ; ces nécroses sont parfois localisées en plus grand nombre sur le pourtour de l'emplacement d'inoculation. Mais on ne peut tenir pour certaine l'analogie entre ces nécroses et celles qui se forment aux stomates sur les feuilles des mêmes plantes pour les raisons suivantes :

— des cals de ces espèces résistantes sur lesquels on a placé une gouttelette d'eau stérile sans sporanges, présentent dans de nombreux cas des nécroses analogues ;

— des cals de *V. vinifera* traités de la même façon et inoculés ou non présentent très souvent des nécroses analogues.

Sur les cals de *Parthenocissus quinquefolia* (fig. 61) il n'apparaît pas de nécroses. Lors des inoculations on constate tout au plus un léger brunissement général des tissus néoformés de cette espèce. Il faut d'ailleurs signaler que les cals de cette espèce, comme ceux de *Tetrastigma lanceolarium* Planch. (= *Cissus carnosa* Lamk.) sont formés de cellules translucides groupées d'une façon lâche alors que les cals des autres espèces sont des tissus blanc mat et compacts.

β) *Modalités de développement du* Plasmopara viticola *sur les cultures de tissus.*

Lorsqu'on inocule le *Plasmopara viticola* à des cals de tissus d'espèces réceptives, le mycélium produit par les zoospores s'insinue entre les cellules du cal. Au bout d'un certain laps de temps la présence du champignon se manifeste par l'apparition, d'une part d'un mycélium aérien (fig. 57) et d'autre part de sporangiophores (fig. 58). L'apparition de ces organes s'étend au fur et à mesure du temps sur tout ou partie du cal et parfois sur le fragment de rameau qui lui a donné naissance.

Lors des inoculations de cultures de tissus que nous avons effectuées, nous avons pu voir que la période stérile (temps séparant le moment d'inoculation du moment d'émission des sporangiophores) a la même durée que pour les inoculations de feuilles. Les cultures de tissus inoculées ont été maintenues à une température allant de 21° à 25°. Au bout d'un laps de temps variant entre 5 et 6 jours, selon que la température est plus

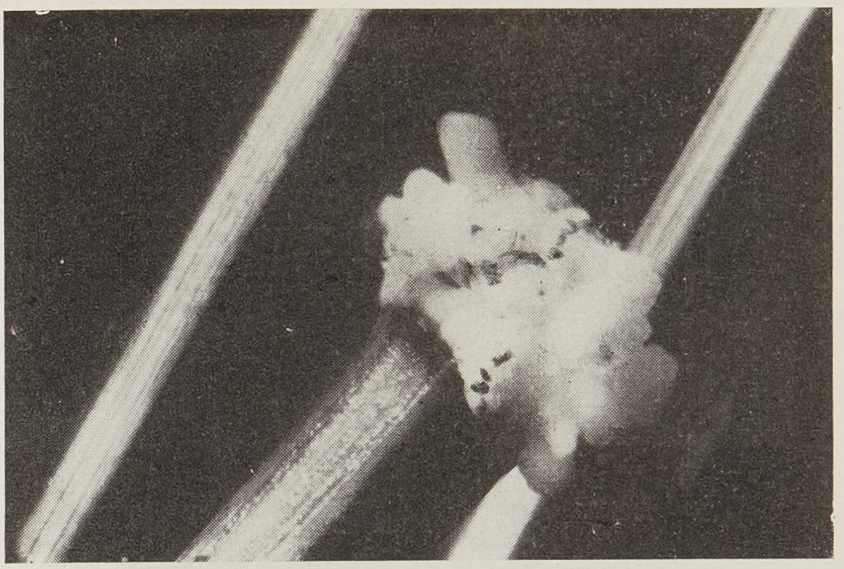


FIG. 56. — Nécroses et mycélium aérien apparus sur cal de *V. riparia* var. Gloire de Montpellier.

FIG. 57. — Mycélium aérien formé sur cal de *V. vinifera* var. Barroque.

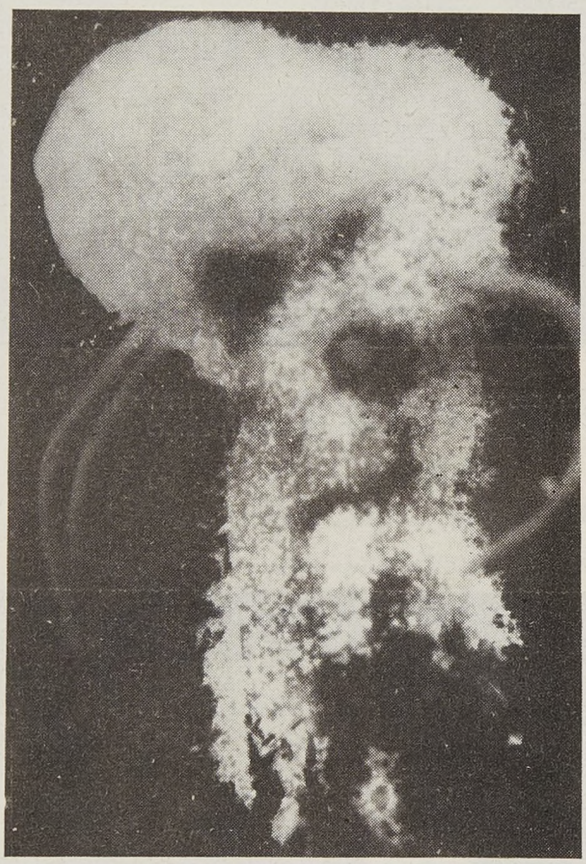


FIG. 58. — Émission de sporangiophores sur un cal de *V. vinifera* et la tige qui le porte.

ou moins élevée, apparaissent des filaments aériens de deux types : longs et à ramifications espacées (fig. 59), courts et à ramifications serrées (fig. 60), formant dans ce dernier cas des touffes séparées.

Dans les mêmes conditions de température les premiers sporangiophores apparaissent au bout de 5 à 7 jours après l'inoculation. Leur sor-

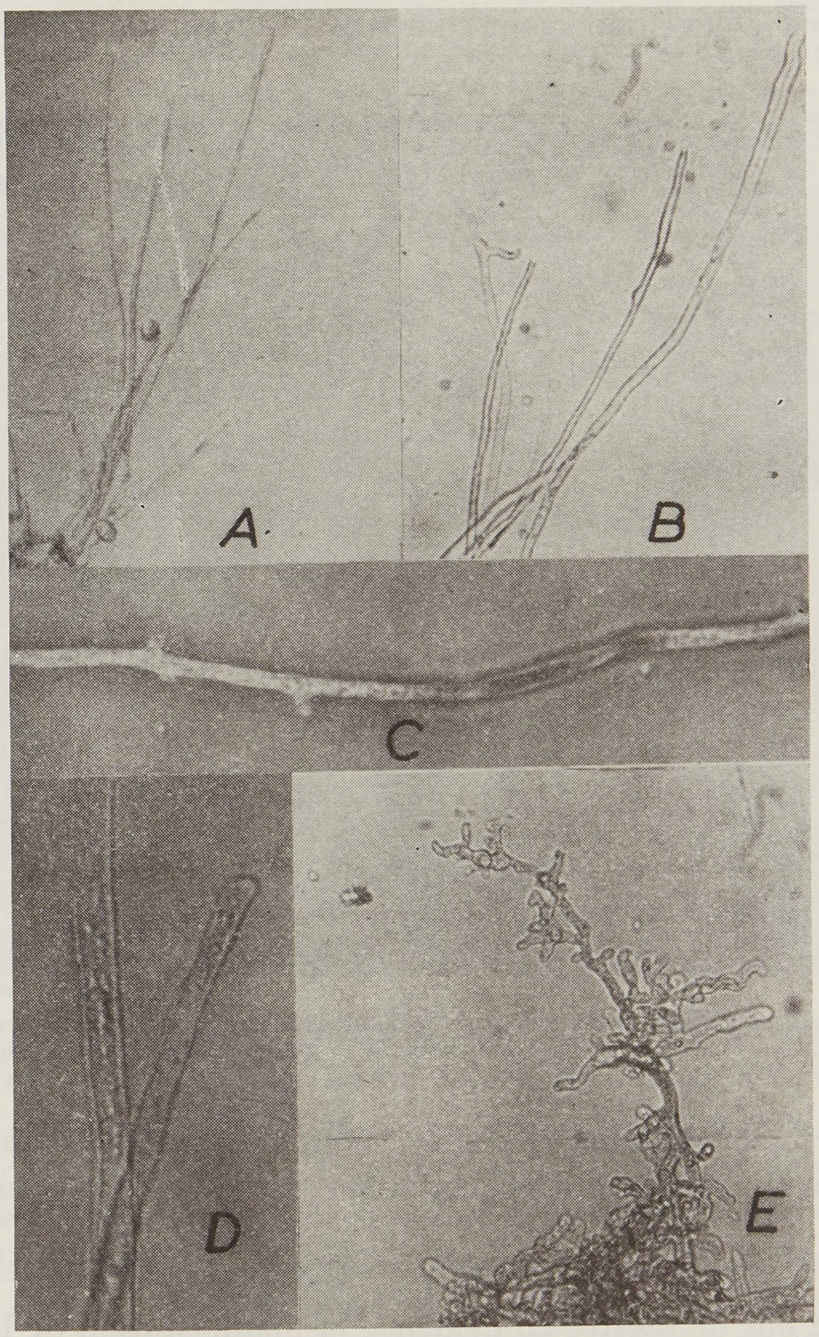


FIG. 59. — Mycélium aérien formé sur des cals de plantes sensibles : A = *V. vinifera* var. Barroque, B = Isabelle, C = V. *Lincecumii* (en contraste de phase), D = *V. vinifera* var. Barroque (fortement grossi), E = *V. vinifera* var. Carignan.

tie ne commence que très rarement plus tard. Dans certains cas les deux catégories d'organes sont apparues en même temps. Sur un cal de *V. rupestris* nous avons constaté l'apparition d'un sporangiophore avant celle d'hyphes aériens. Contrairement à ce qui se passe chez les feuilles où la sortie de sporangiophores se produit simultanément sur toute la partie

du limbe infectée et ne s'étend ensuite que très peu, sur les cals la sortie de sporangiophores et l'extension du mycélium aérien sont étalées sur quinze jours à un mois. Elles se produisent au fur et à mesure de l'envahissement des tissus.

Pour un même clone et pour des cultures de tissus identiques quant à leur âge et au milieu dans lequel elles vivent, il y a une variabilité assez marquée dans le développement comparé du mycélium aérien et des spo-

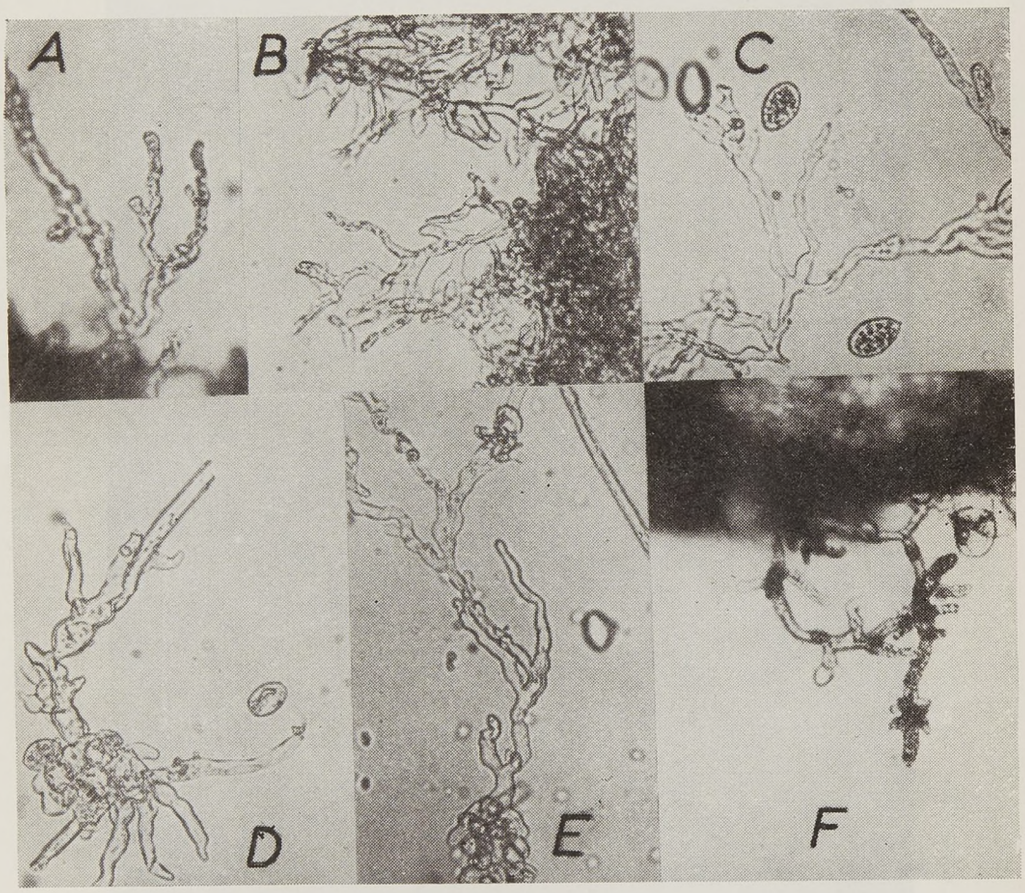


FIG. 60. — Mycélium aérien formé sur des cals de plantes résistantes : A = *V. riparia*, B = *V. aestivalis*, C = *V. candicans*, D = *V. cinerea*, E = *V. cordifolia*, F = *V. reticulata*.

rangiophores. Sur certains cals de *V. vinifera*, il arrive notamment que la formation d'hyphes aériens prédomine sur celle des sporangiophores.

γ) *Manifestation de la résistance dans les cultures de tissus.*

Dans le but de mettre en évidence la manifestation de la résistance dans les cultures de tissus, nous avons étudié des inoculations des trois groupes de cultures suivants :

— des cultures de tiges de plantes sur les feuilles desquelles le *Plasmopara viticola* ne donne pas de sporangiophores : *Tetrastigma lanceolarium* Planch. (= *Cissus Carnosa* Lamk.) ; *Parthenocissus quinquefolia*, *V. rotundifolia* ;

— des cultures de rameaux de plantes sur les feuilles desquelles le *Plasmopara viticola* donne une émission plus ou moins importante de

sporangiophores : *V. riparia, V. aestivalis, V. candicans, V. cordifolia, V. cinerea, V. Berlandieri, V. reticulata, V. rupestris, V. Lincecumii ; Vinifera-Labrusca* var. Isabelle ; 18-315 et 23-18 Seyve-Villard ;

— des cultures de rameaux de plantes sur les feuilles desquelles le *Plasmopara viticola* donne une émission très importante de sporangiophores : *V. vinifera* var. Grenache, Barroque et Carignan.

— *Inoculations de cultures de tissus de rameaux de plantes sur les feuilles desquelles le mildiou ne donne pas d'émission de sporangiophores.* Dans ce cas l'inoculation ne réussit jamais. On ne voit pas de formation de mycélium aérien ni de sporangiophores (fig. 61-62). Des coupes pratiquées aux points d'inoculation des cultures de tissus de *P. quinquefolia* et *V. rotundifolia* n'ont pas montré de développement de mycélium intercellulaire. Le développement du mildiou paraît donc impossible sur ces cultures de tissus.

— *Étude comparée d'inoculations de cals de rameaux de plantes plus ou moins résistantes et de plantes sensibles au mildiou.* — Les cultures de tissus préparées à partir de tiges de plantes dont les feuilles infectées par le mildiou sont susceptibles de présenter une émission de sporangiophores, permettent le développement du *Plasmopara viticola* qui les envahit et y forme du mycélium aérien et des sporangiophores (fig. 63 à 74).

On constate tout d'abord qu'il existe une légère fluctuation en ce qui concerne le comportement des cultures de tissus dans le cadre de chaque clone bien qu'il y ait en principe toutes conditions égales par ailleurs. La formation de mycélium aérien et de sporangiophores peut être plus ou moins importante, plus ou moins étendue, plus ou moins rapide.

Ensuite, l'observation pour chaque espèce de 10 à 15 cultures de tissus infectées par le mildiou prouve qu'il existe une variation concernant les points suivants :

Forme du mycélium aérien et rapidité de son extension sur le cal. — Chez *V. vinifera* est surtout formé un mycélium aérien constitué par des hyphes très longs (fig. 59) à ramifications espacées, qui donnent au cal un aspect cotonneux (fig. 57). On trouve des hyphes de ce type chez *V. Lincecumii* et chez l'hybride *Vinifera-Labrusca* var. Isabelle (fig. 72).

Chez *V. riparia, V. aestivalis, V. candicans, V. reticulata, V. cordifolia, V. cinerea, V. Berlandieri,* il apparaît des hyphes très courts à ramifications très peu espacées (fig. 60) qui constituent des touffes denses.

Sur les cals de ces espèces résistantes, on aperçoit parfois quelques hyphes longs et peu ramifiés. Nous avons trouvé une fois le type d'hyphe court et très ramifié sur un cal de *V. vinifera* var. Carignan (fig. 59).

La rapidité avec laquelle le mycélium tout d'abord apparu sur l'emplacement d'inoculation envahit la surface du cal varie selon les espèces. Par exemple, il s'étend très vite sur les cals de *V. vinifera,* aux températures où nous opérions le cal était totalement envahi au bout de 7 à

10 jours ; il s'étend moins vite sur les cals de *V. rupestris* (15 jours) et encore plus lentement sur les cals de *V. riparia*.

Rapidité d'extension du mycélium dans le cal. — Celle-ci est reflétée par la rapidité d'apparition des sporangiophores sur l'ensemble du cal. Elle varie selon les espèces. Ce sont les cals de *V. vinifera* qui sont le plus rapidement envahis, puis viennent dans l'ordre ceux de *V. Lincecumii*, Isabelle — 18-315 Seyve-Villard, *V. rupestris* — *V. Berlandieri* — *V. cinerea*, *V. cordifolia*, — *V. candicans*, *V. aestivalis*, *V. riparia*.

Importance de l'émission de sporangiophores et de leur dimension. — Ce sont les cals de *V. vinifera* qui présentent le plus de sporangiophores et ceux qui sont le plus garnis en sporanges (fig. 73 et 74).

Les cals de *V. Lincecumii* (fig. 71) et d'Isabelle (fig. 72) en présentent un peu moins.

Les autres espèces utilisées dans nos travaux se classent comme ci-dessus. Ce sont *V. riparia* (fig. 63), *V. aestivalis* (fig. 64) et *V. candicans* qui ont la plus faible émission de sporangiophores.

Nous devons cependant signaler que nous avons observé des cals de *V. rupestris* et même *V. riparia* qui, totalement envahis par le parasite, présentaient un mois après l'inoculation une émission de sporangiophores presque aussi importante que celle observée sur *V. vinifera* ; ils étaient un peu moins bien garnis en sporanges que ceux portés par les tissus de l'espèce très sensible *V. vinifera*.

Étendue de la zone d'émission des sporangiophores en dehors du cal, notamment sur le rameau et les racines auxquelles il a donné naissance. — La résistance à l'expansion du mycélium dans ces organes reflète particulièrement la résistance à l'expansion du mycélium dans le feuillage.

Ainsi, pour *V. vinifera* var. Barroque et Grenache (classe V) la sortie des sporangiophores s'effectue sur toute la partie du rameau qui est au contact de l'air, selon des bandes longitudinales correspondant aux éclatements de l'écorce provoqués par la poussée des tissus néoformés sous-jacents (fig. 73, 74). Chez *V. Lincecumii* (fig. 71) et Isabelle (fig. 72), qui appartiennent à la classe de résistance IV, des sporangiophores apparaissent également sur toute la longueur de rameau située en dehors du milieu de culture. Ces organes sont un peu moins nombreux que chez *V. vinifera*.

Les cultures de tissus de l'hybride interspécifique complexe 18-315 Seyve-Villard (fig. 70) présentent une sortie de sporangiophores qui est déjà beaucoup plus limitée et qui ne se produit pas sur toute la longueur de la tige.

Les cultures de *V. rupestris* (fig. 68, 69) et de *V. Berlandieri* (fig. 67) présentent des sporangiophores sur la moitié environ de la hauteur du fragment de rameau ; ils sont moins nombreux et moins bien développés que dans les cals précédents. Chez une culture de *V. rupestris* nous avons

FIG. 61. — Cal de *Parthenocissus quinquefolia* inoculé sans succès par le *P. viticola*.

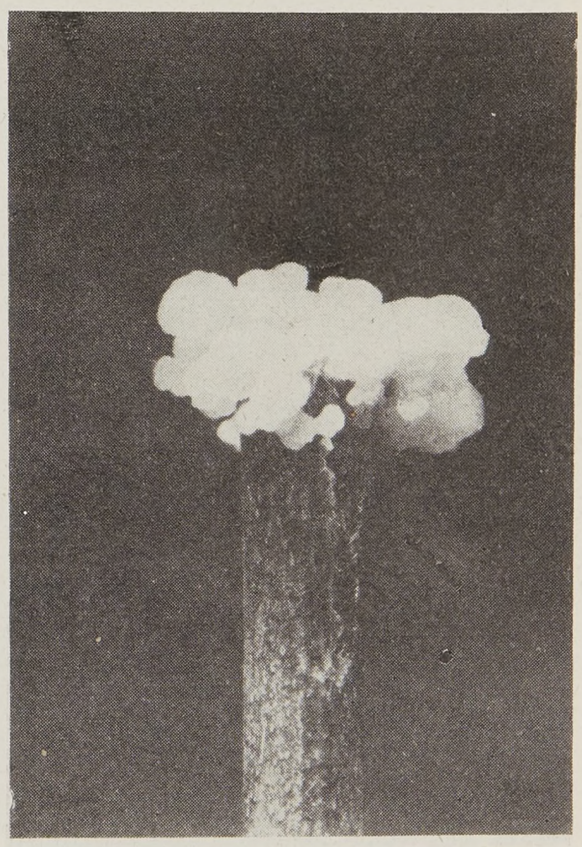


FIG. 62. — Cal de *V. rotundifolia* inoculé sans succès par le *P. viticola*.

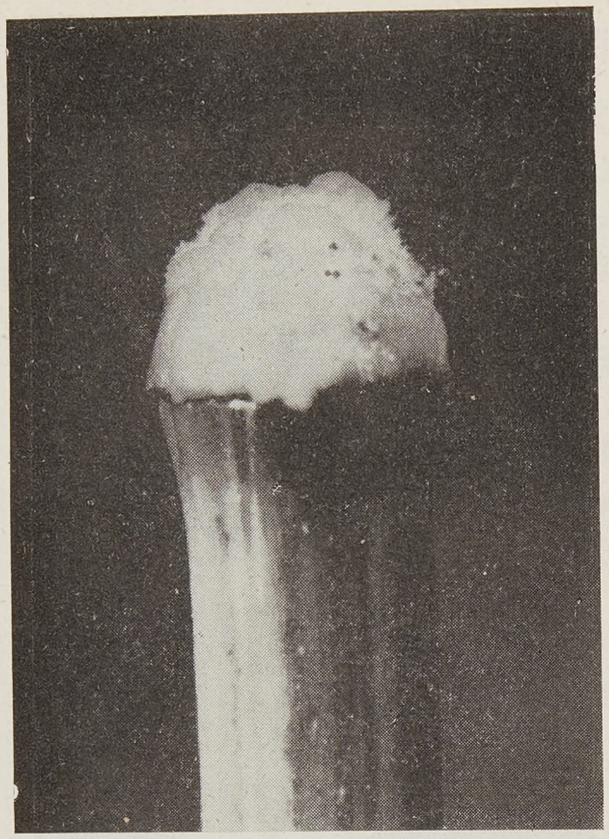


FIG. 63. — Cal de *V. riparia* var. Gloire de Montpellier infecté par le *P. viticola*. Remarquer la faible émission de sporangiophores et la faible longueur du mycélium aérien dont les filaments sont groupés en touffes serrées.

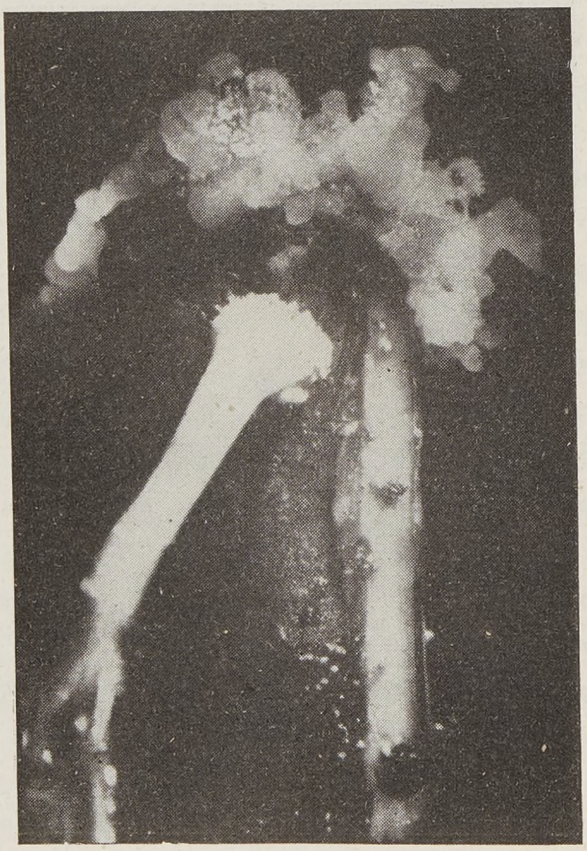


FIG. 64. — Cal de *V. aestivalis* var. Sauvage infecté par le *P. viticola*.

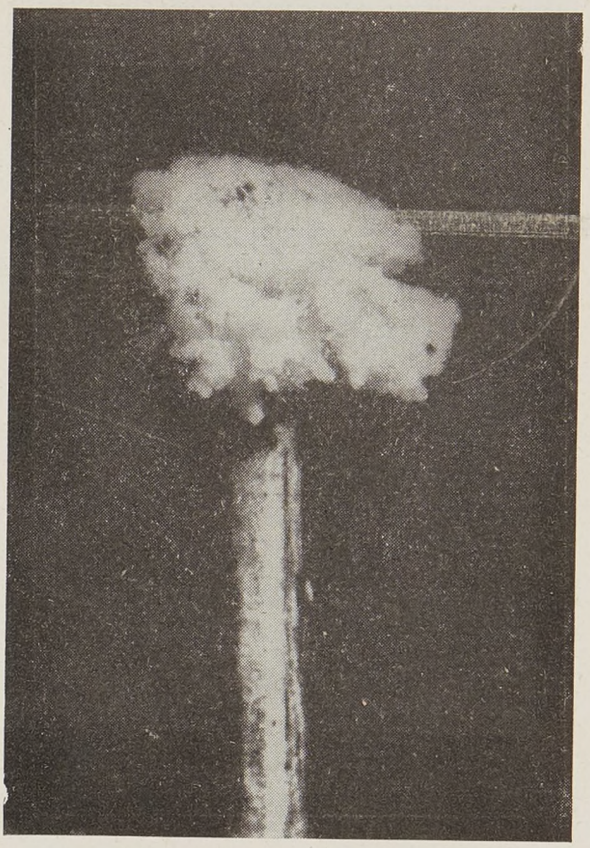


FIG. 65. — Cal de *V. cinerea* infecté par le *P. viticola*.

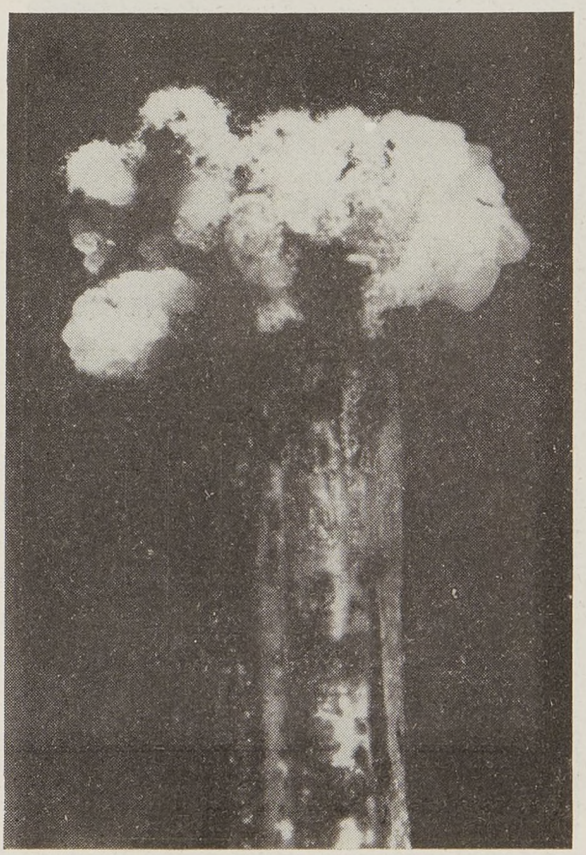


FIG. 66. — Cal de *V. cordifolia* var. mâle infecté par le *P. viticola*.

FIG. 67. — Cal de *V. Berlandieri* var. nº 43 Malègue infecté par le *P. viticola.*

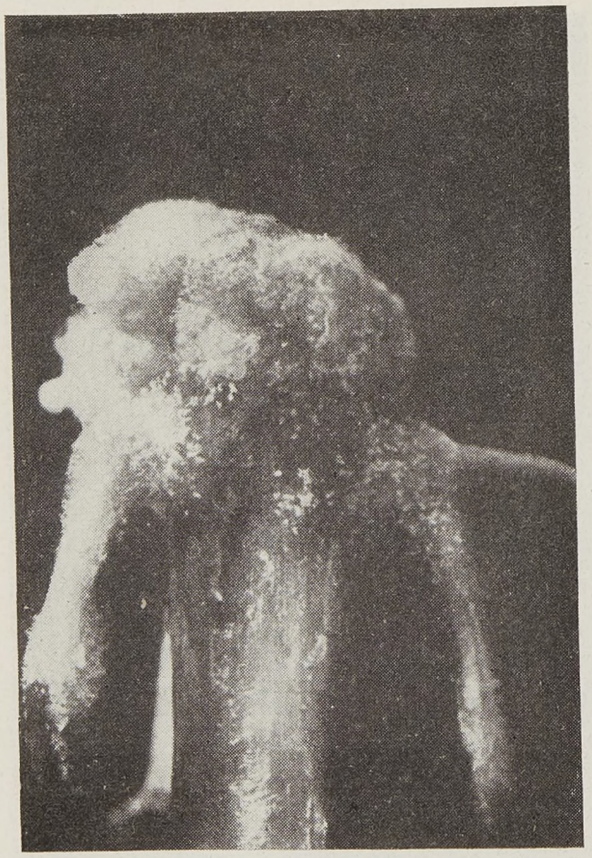


FIG 68. — Cal de *V. rupestris* var. du Lot infecté par le *P. viticola.*

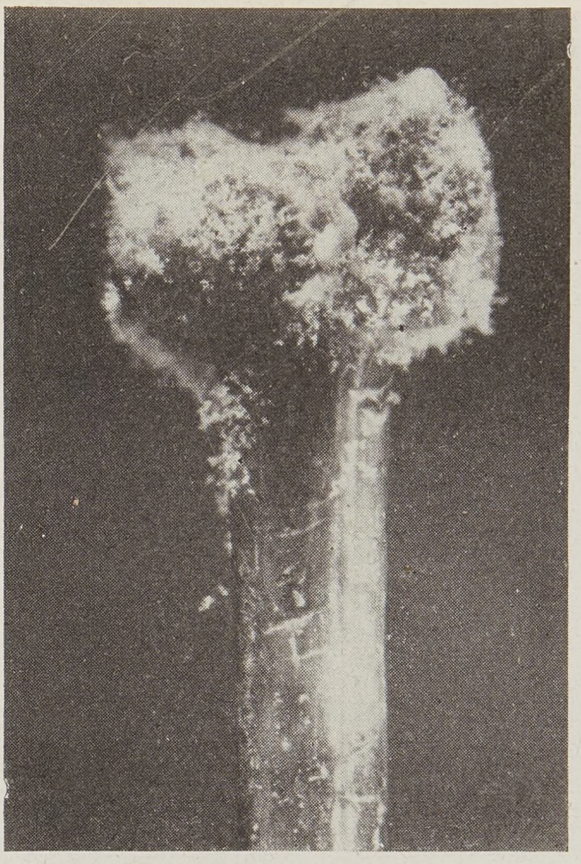


FIG. 69. — Cal de *V. rupestris* var. du Lot infecté par le *P. viticola*.

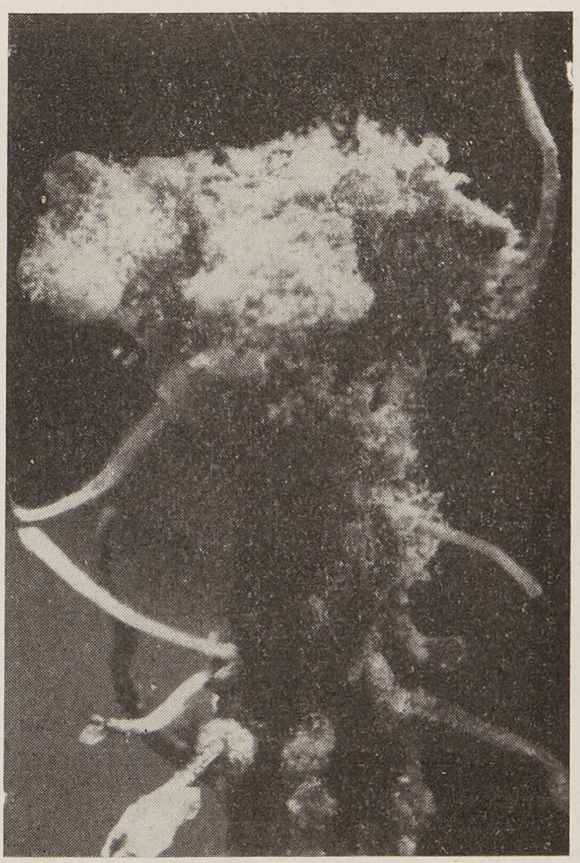


FIG. 70. — Cal de l'hybride interspécifique complexe 18-315 Seyve-Villard infecté par le *P. viticola*.

FIG. 71. — Cal de *V. Lincecumii* infecté par le *P. viticola*.

FIG. 72. — Cal d'Isabelle (probablement Vinifera × Labrusca) infecté par le *P. viticola*.

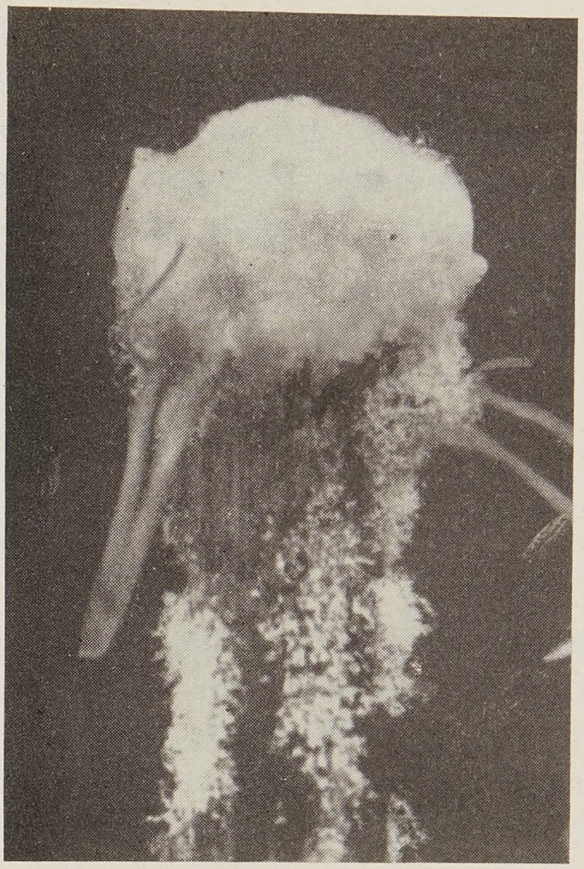


FIG. 73. — Cal de *V. vinifera* var. Barroque infecté par le *P. viticola.*

FIG. 74. — Cal de *V. vinifera* var. Grenache infecté par le *P. viticola.*

constaté la sortie de sporangiophores sur une racine, à deux centimètres de son point d'insertion sur la tige.

Enfin, les cultures de tissus des plantes appartenant aux classes de résistance suivantes ne présentent jamais de sortie de sporangiophores sur le rameau porteur du cal, ni sur les racines qu'il a pu émettre :

Classe de résistance I :

V. riparia (fig. 63) ;
V. aestivalis (fig. 64).

Classe de résistance II :

V. candicans ;
V. cinerea, (fig. 65) ;
V. cordifolia (fig. 66).

Chez quelques-unes des cultures de tissus précédentes, nous avons précisé la localisation du mycélium dans le fragment de rameau porteur du cal en effectuant des coupes à mi-hauteur de sa partie aérienne. Le mycélium a été coloré par la rosaazurine et la benzoazurine.

Les constatations suivantes ont été effectuées chez les différentes espèces étudiées :

— *V. vinifera* var. Grenache (classe V) : dans certaines parties de la section du rameau on a trouvé beaucoup de mycélium intercellulaire localisé dans le parenchyme cortical, le liber et les rayons médullaires formés lorsque le rameau était attenant à la plante et dans les parties néoformées de ces deux derniers tissus.

— *V. rupestris* (classe III) : on a trouvé du mycélium dans le parenchyme cortical, le liber mou et dans les rayons médullaires au niveau de l'assise génératrice néoformée ; d'une façon générale on a observé moins de mycélium que chez *V. vinifera*.

— Hybride interspécifique complexe 18-315 Seyve-Villard (classe III) : on a trouvé un peu de mycélium dans le parenchyme cortical et dans les rayons médullaires au niveau du liber ; il y avait moins de mycélium que chez *V. rupestris*.

— *V. riparia* (classe I) : on a observé dans quelques coupes quelques fragments de mycélium dans le parenchyme cortical formé sur la plante et également au niveau de l'assise génératrice néoformée ; c'est parmi celles que nous avons étudiées, la plante qui présentait le moins de mycélium dans ses fragments de rameaux cultivés *in vitro*.

De toutes les observations précédentes, il résulte que plus une plante a un feuillage résistant au mildiou, moins l'expansion du mycélium dans le cal de tissus et le fragment de rameau qui l'a formé est importante. Il y a donc un parallélisme entre le développement du mildiou dans les feuilles de Vitacées résistantes et son développement sur des cultures de tissus de ces mêmes plantes.

δ) *Conséquences de l'infection sur les cals de tissus.*

Les tissus infectés par le *Plasmopara viticola* finissent par se nécroser plus ou moins entièrement au bout d'un certain temps. Ce délai a varié de vingt jours à plus d'un mois aux températures où nous avons opéré.

Il ne paraît pas possible de mettre en évidence des différences nettes dans la rapidité et l'importance de la nécrose chez les plantes résistantes et les plantes sensibles.

3. *Conclusion.*

L'étude de la manifestation de la résistance au mildiou lors d'inoculations de cultures de tissus, nous a permis de préciser encore plus le problème des phénomènes de résistance à l'expansion du mycélium. Nous avons tout d'abord vu que sur les cals de plantes dont les feuilles ne présentent jamais de sporangiophores lors de leur infection par le *Plasmopara viticola*, il ne se produit aucun développement de mycélium. Nous avons ensuite constaté que dans les cultures de tissus de tige de plantes dont les feuilles présentent une sortie de sporangiophores plus ou moins importante selon leur résistance, l'expansion du champignon paraît limitée par une cause physiologique agissant quantitativement à la façon d'un facteur de nutrition. Les cultures de tissus de plantes plus ou moins résistantes se comportent en effet comme des milieux de culture plus ou moins favorables au développement du mycélium, tout comme si ces milieux contenaient en plus ou moins grande quantité des substances indispensables à la nutrition du champignon.

4° Conclusion générale de l'étude de la manifestation de la résistance au mildiou dans diverses conditions de milieu

Cette étude, entreprise dans le but de fournir des données permettant de faire des hypothèses sur les causes de la résistance à l'expansion du *Plasmopara viticola* chez les Vitacées, montre que la limitation du développement et de la croissance du mycélium dans les tissus de ces plantes se présente sous les aspects suivants :

— un arrêt de croissance peu après la pénétration du tube germinatif des zoospores dans les stomates de l'hôte, au même moment où se produisent des nécroses stomatiques ;

— un arrêt de développement du mycélium déjà établi dans le mésophylle, consécutif à l'intervention de nécroses intéressant des zones plus ou moins importantes de limbe ;

— une limitation de la croissance du mycélium plus ou moins marquée, cette limitation étant sous la dépendance spécifique des cellules de l'hôte.

Chez un hôte donné ces trois aspects peuvent se présenter ensemble, ou par deux, ou bien il peut n'y en avoir qu'un seul.

Nous en arrivons ainsi à concevoir les phénomènes de résistance à l'expansion du *P. viticola* chez les Vitacées comme étant sous la dépendance de deux types de causes :

— des réactions nécrotiques de la part de la plante : nécroses stomatiques et nécroses de zones plus ou moins étendues de limbe ;

— un facteur limitatif de l'expansion du mycélium dont la nature est peut-être d'ordre nutritif.

Nous allons essayer maintenant de préciser davantage ces deux types de causes de résistance en les envisageant séparément.

b) **Réactions nécrotiques des Vitacées résistantes se produisant lors de l'inoculation par le** *Plasmopara viticola*.

Nous envisagerons tout d'abord les nécroses stomatiques et péristomatiques qui se produisent au début de l'infection et ensuite les nécroses plus importantes du limbe des feuilles qui interviennent dans certaines conditions.

1° *Nécroses stomatiques et péristomatiques.*

Par nos recherches précédentes nous avons vu que dans la famille des Vitacées ces nécroses stomatiques et péristomatiques interviennent généralement chez les espèces plus ou moins résistantes allant du type d'infection O au type d'infection IV. Entre feuilles différentes d'un clone donné, il y a une légère fluctuation dans la dimension de ces nécroses. Entre plantes différentes du point de vue génétique, il existe une variation qui concerne la densité de ces nécroses et leur étendue autour du stomate.

Devant la constance d'apparition de ce phénomène nécrotique chez les Vitacées résistantes, il est logique de se demander s'il n'intervient pas comme cause de résistance.

D'une étude précédente il résulte que les nécroses stomatiques et péristomatiques commencent à apparaître 16 à 20 heures après l'inoculation, à un moment où le mycélium produit par la zoospore est très peu développé et sans qu'il soit nécessairement entré en contact avec toutes les cellules qui sont tuées et à plus forte raison sans qu'il y ait envoyé des suçoirs. Il est donc possible que la nécrose soit la réponse des cellules de la plante à quelque excrétion toxique du tube germinatif de la zoospore : « vivotoxines » de A. E. Dimond et P. E. Waggoner (1953), mais il est très difficile d'en faire la preuve.

A la suite de cette réaction nécrotique nous avons vu que la croissance du mycélium est arrêtée dans certains cas, d'autant plus nombreux que la plante est plus résistante. Habituellement, quand des nécroses

apparaissent chez un hôte résistant attaqué par un champignon biotrophe et que l'infection est stoppée en même temps, on déclare que l'on est en présence d'une résistance par *hypersensibilité*. L'infection réussit à débuter sur cet hôte, mais elle est arrêtée assez rapidement par la mort de certaines de ses cellules, et cela parce que ces dernières forment une barrière de tissu mort qui arrête le mycélium, ou parce que le parasite est tué par les produits toxiques excrétés par les cellules mourantes.

Que se passe-t-il exactement dans le cas du mildiou de la vigne lors des infections de feuilles de plantes résistantes? Pour le savoir nous avons étudié des coupes transversales de feuilles de diverses espèces résistantes que l'on avait inoculé avec une grande quantité de sporanges. Nous voulions voir l'aspect du mycélium dans les zones péristomatiques nécrosées

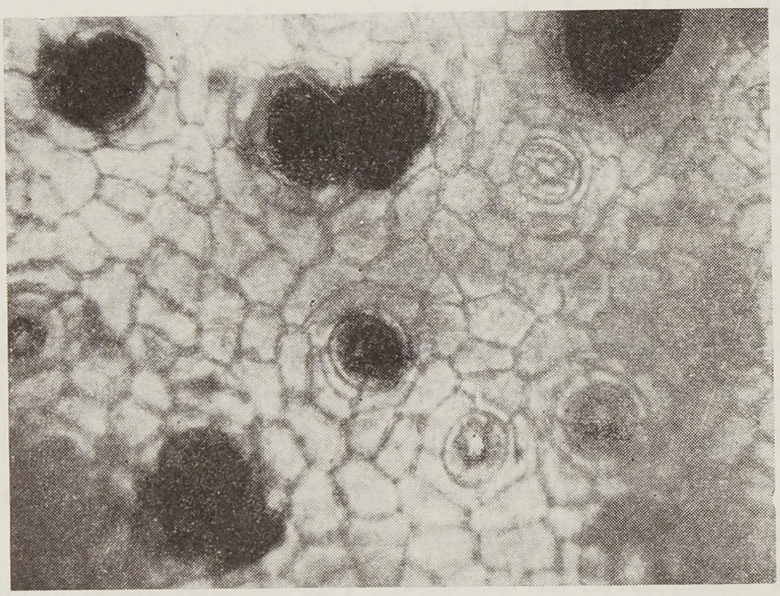


FIG. 75. — Nécroses stomatiques sur feuille de *Tetrastigma lanceolarium* Planch. (= *Cissus Carnosa* Lamk.) (G = 300).

sur des coupes non colorées, c'est-à-dire dans des conditions où les modifications apportées par la nécrose aux cellules de l'hôte et éventuellement au mycélium soient visibles. Pour faciliter l'observation nous avons tout de même éclairci les coupes par trempage dans l'alcool à 90°. Celui-ci dissout la chlorophylle sans entraîner la disparition des produits nécrotiques bruns.

Chez les plantes dont les feuilles réagissent par des nécroses stomatiques mais qui ne donnent jamais d'émission de sporangiophores, nous avons vu que le mycélium présentait deux aspects très différents. Chez *Tetrastigma lanceolarium* Planch. (= *Cissus carnosa* Lamk.), *Tetrastigma Voinerianum*, *Cissus quadrangularis*, dont les coupes de feuilles s'éclaircissent très bien par passage dans l'alcool, nous avons vu que la nécrose brune intéressait le stomate et une ou plusieurs cellules de la chambre stomatique (fig. 75, 76, 77). Nous avons vu que le mycélium

ne formait jamais de suçoirs et que lorsqu'il dépassait la zone de cellules nécrosées il n'allait jamais bien loin dans le tissu lacuneux. Ce mycélium présentait d'ailleurs sur toute sa longueur un brunissement comme l'hôte ; la vésicule formée par la zoospore était également nécrosée (fig. 76, 77). Nous avons aussi étudié le cas des feuilles de plantes comme *Parthenocissus quinquefolia*, *V. rotundifolia*, l'hybride interspécifique F_1 *B* 4-50

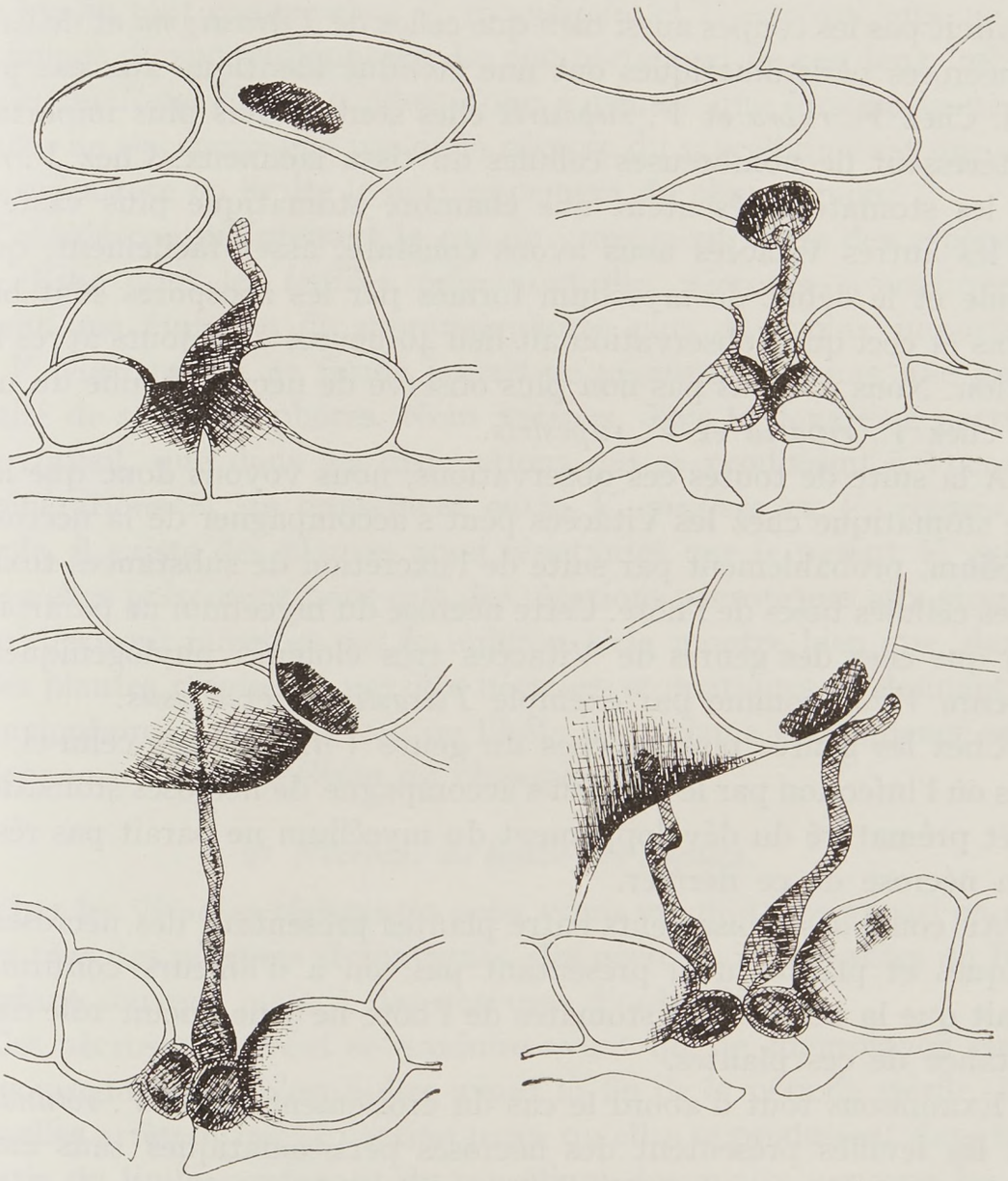


FIG. 76 et 77. — Nécroses stomatiques et du mycélium émis par des zoospores de *P. viticola* sur feuille de *Tetrastigma lanceolarium* Planch. (= *Cissus carnosa* Lamk.).

(*V. vinifera* var. black Morocco × *V. rotundifolia* var. Thomas) qui, lorsqu'elles sont infectées par le mildiou, forment des nécroses stomatiques mais ne présentent jamais d'émission de sporangiophores. Les coupes effectuées 40 heures après l'inoculation ont été éclaircies à l'alcool comme les précédentes mais avec un résultat moins bon. L'observation a montré que les nécroses de l'hôte ont pratiquement la même étendue que chez les espèces précitées. Par contre le mycélium n'apparaît pas

nécrosé. Il est le plus souvent de couleur blanche hyaline sauf dans certains cas où il est légèrement jaune. De toute façon on peut assurer que son aspect est bien différent de celui qu'il présente chez les *Tetrastigma* et le *Cissus* cités plus haut où il apparaît toujours coloré en brun foncé.

Nous avons enfin étudié le cas des feuilles de plantes présentant des nécroses stomatiques et une émission de sporangiophores. Comme ci-dessus nous avons également observé que le passage dans l'alcool n'éclaircit pas les coupes aussi bien que celles de *Tetrastigma* et de *Cissus*. Les nécroses péristomatiques ont une étendue identique aux cas précédents. Chez *V. rubra* et *V. rupestris* elles sont parfois plus importantes et intéressent de nombreuses cellules du tissu lacuneux. Chez *V. rubra* dont les stomates présentent une chambre stomatique plus vaste que chez les autres Vitacées nous avons constaté, assez facilement, que la vésicule et le début de mycélium formés par les zoospores sont blancs hyalins et ceci que l'observation ait lieu 40 heures ou 6 jours après l'inoculation. Nous n'avons pas non plus observé de nécrose brune du mycélium chez *V. riparia* et *V. rupestris*.

A la suite de toutes ces observations, nous voyons donc que la nécrose stomatique chez les Vitacées peut s'accompagner de la nécrose du mycélium, probablement par suite de l'excrétion de substances toxiques par les cellules tuées de l'hôte. Cette nécrose du mycélium ne paraît intervenir que chez des genres de Vitacées très éloignés phylogéniquement du genre *Vitis*, comme par exemple *Tetrastigma* et *Cissus*.

Chez les genres plus proches du genre *Vitis* et chez celui-ci, dans le cas où l'infection par le mildiou s'accompagne de nécroses stomatiques, l'arrêt prématuré du développement du mycélium ne paraît pas résulter de la nécrose de ce dernier.

Au cours des croisements entre plantes présentant des nécroses stomatiques et plantes n'en présentant pas, on a d'ailleurs confirmation du fait que la nécrose des stomates de l'hôte ne joue aucun rôle dans la résistance de ces plantes.

Examinons tout d'abord le cas du croisement entre *V. rotundifolia* dont les feuilles présentent des nécroses péristomatiques sans émettre des sporangiophores, avec *V. vinifera* qui ne forme jamais de nécroses et donne une importante sortie de sporangiophores. Le croisement entre ces deux espèces est difficile parce qu'elles ne présentent pas le même nombre de chromosomes. Néanmoins, on a réussi ce croisement aux États-Unis où on a obtenu deux hybrides F_1 qui ont été introduits dans les collections de l'École Nationale d'Agriculture de Montpellier. Nous avons inoculé leurs feuilles par le mildiou. Nous avons constaté que l'un d'eux : *B* 4-50 (*V. vinifera* var. black Morocco × *V. rotundifolia* var. Thomas) forme des nécroses exactement semblables à celles de *V. rotundifolia* sans jamais donner de sporangiophores ; son type de résistance corres-

pond à la classe O de l'échelle que nous avons définie dans le chapitre IV. Les feuilles du deuxième hybride F_1 *B*-4 52 (*V. vinifera* var. Sémillon × *V. rotundifolia*) forment des nécroses identiques à celle de *V. rotundifolia* et de *B* 4-50 et donnent quelques sporangiophores : le type de résistance de *B* 4-52 correspond à la classe I. Les coupes transversales de feuilles pratiquées chez cet hybride montrent que dans les parties nécrosées autour des stomates, le mycélium a toujours le même aspect blanc hyalin tout comme chez *V. rotundifolia* et *B* 4-50 qui, eux, ne donnent jamais de sporangiophores. Le comportement de ces deux hybrides F_1 *Vinifera-Rotundifolia* conduit donc à penser que lorsque la nécrose de l'hôte ne s'accompagne pas de la nécrose du mycélium c'est une autre cause qui arrête ou limite le développement du champignon.

Considérons maintenant le cas du croisement entre des espèces du genre *Vitis* dont les feuilles présentent des nécroses stomatiques et donnent une émission de sporangiophores plus ou moins importante, avec *V. vinifera* qui ne forme jamais de nécroses et donne une grande quantité de sporangiophores. Nous verrons, dans la deuxième partie de notre travail, que dans les disjonctions qui se produisent à l'occasion des générations F_2 du croisement entre *V. vinifera* et *V. riparia* par exemple, il existe des plantes aussi résistantes que le parent *V. riparia* sans qu'elles présentent pour cela des réactions nécrotiques aux stomates lorsqu'elles sont infectées par le mildiou. Cela montre bien que, dans le cas des plantes réagissant par des nécroses stomatiques et donnant des sporangiophores, cette nécrose de l'hôte n'a aucune conséquence sur le développement du mycélium du champignon.

2° *Nécroses du limbe des feuilles.*

Chez les Vitacées résistantes nous avons vu qu'il intervenait en plein air, en plus des nécroses stomatiques, des nécroses importantes du limbe s'étendant souvent jusqu'à des nervures d'ordre divers.

Ces nécroses peuvent se produire avant que le champignon émette des sporangiophores, c'est-à-dire avant la fin de la période stérile. Dans ce cas elles arrêtent net l'infection parce qu'elles se produisent dans toute la partie du limbe contenant du mycélium, jusqu'aux nervures les plus voisines qui parfois limitent déjà l'expansion du champignon.

Ces nécroses peuvent aussi intervenir après l'émission des sporangiophores entraînant leur mort et celle du mycélium qui les a formés.

De telles nécroses de limbe apparaissent également chez *V. vinifera* mais généralement tard après l'émission des sporangiophores.

La cause de ces mortifications paraît être liée à certaines conditions climatiques comme le prouvent les observations suivantes.

Sous le climat méditerranéen, en été, dans les conditions de plein champ, on constate que le mildiou provoque l'apparition sur *V. rupes-*

tris var. du Lot par exemple, de taches desséchées couleur brun clair et de forme polygonale par suite de leur délimitation par des nervures d'ordre divers (fig. 78). A l'intérieur de ces dessiccations on distingue quelques stomates nécrosés qui sont ceux par où les zoospores ont envoyé leur tube germinatif dans le limbe (fig. 79). Ces taches desséchées ne portent jamais de sporangiophores, même lorsque les feuilles sont

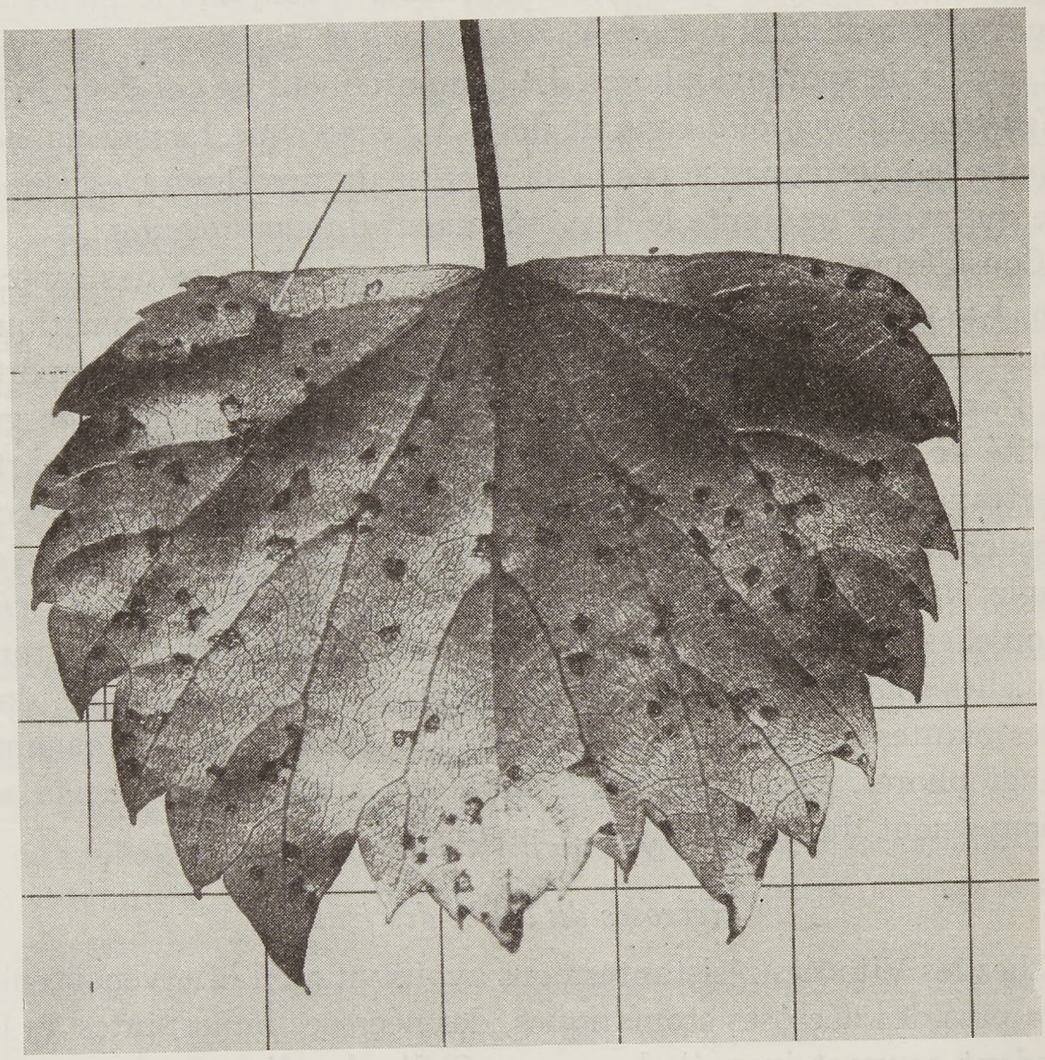


FIG. 78. — Dessiccations internervales sur feuille de *V. rupestris* var. du Lot infectée par le *P. viticola* en pépinière (août 1953).

placées en chambre humide. Des coupes transversales montrent que ces zones de limbe contiennent du mycélium qui a été tué lors de la dessiccation du mésophylle.

En automne, par contre, lors des périodes pluvieuses où l'état hygrométrique de l'air est élevé, les feuilles de cette même variété présentent à côté de petites nécroses, des taches nécrosées plus importantes de couleur brun noirâtre mais qui ne sont pas desséchées (fig. 80). En chambre humide et en plein air, ces feuilles émettent des sporangiophores.

Dans les conditions de serre, lorsqu'on inocule des plantes de *V. rupestris* du Lot on s'aperçoit qu'il apparaît des dessiccations analogues à celles que l'on rencontre en plein champ durant l'été. Cependant, si

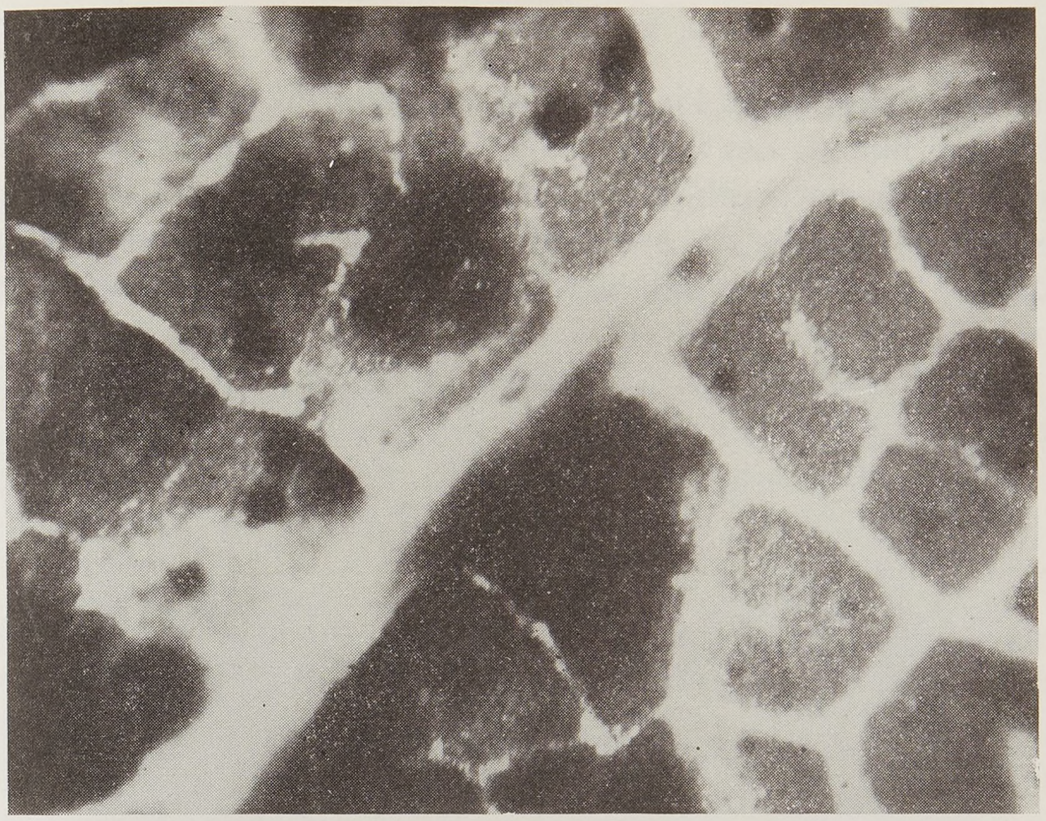


FIG. 79. — Dessiccation internervale de la feuille de la figure 78 grossie 60 fois (dessiccation indiquée par la flèche). Remarquer les nécroses stomatiques et péristomatiques en noir plus foncé.

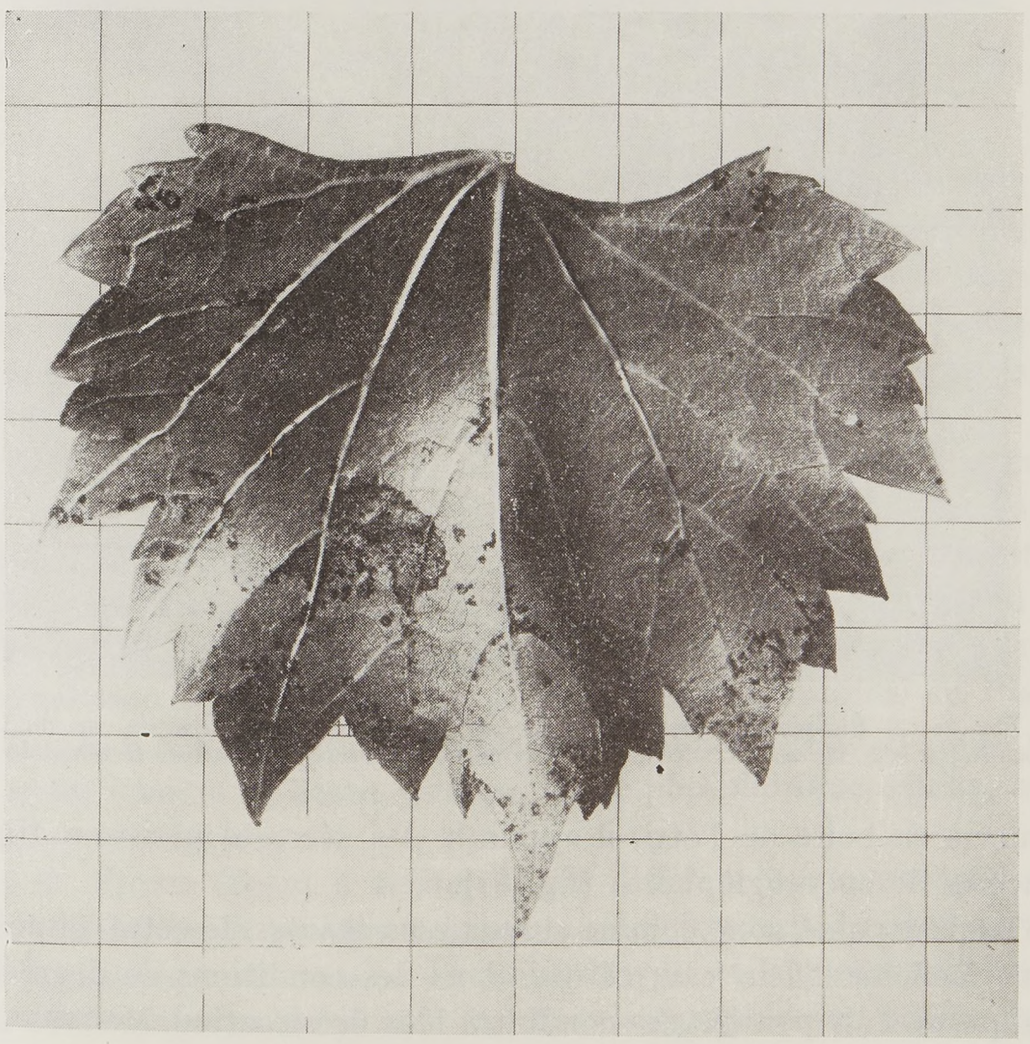


FIG. 80. — Atteintes de mildiou sur feuille de *V. rupestris* var. du Lot infectée en pépinière à l'automne (octobre 1953).

un ou deux jours après l'inoculation, on prend la précaution de placer en chambre humide des feuilles infectées, il ne se produit pas de dessiccation ; seules sont visibles les nécroses péristomatiques du début de l'infection et la sortie des sporangiophores est alors abondante.

Enfin, quand on inocule des feuilles de *V. rupestris* du Lot isolées

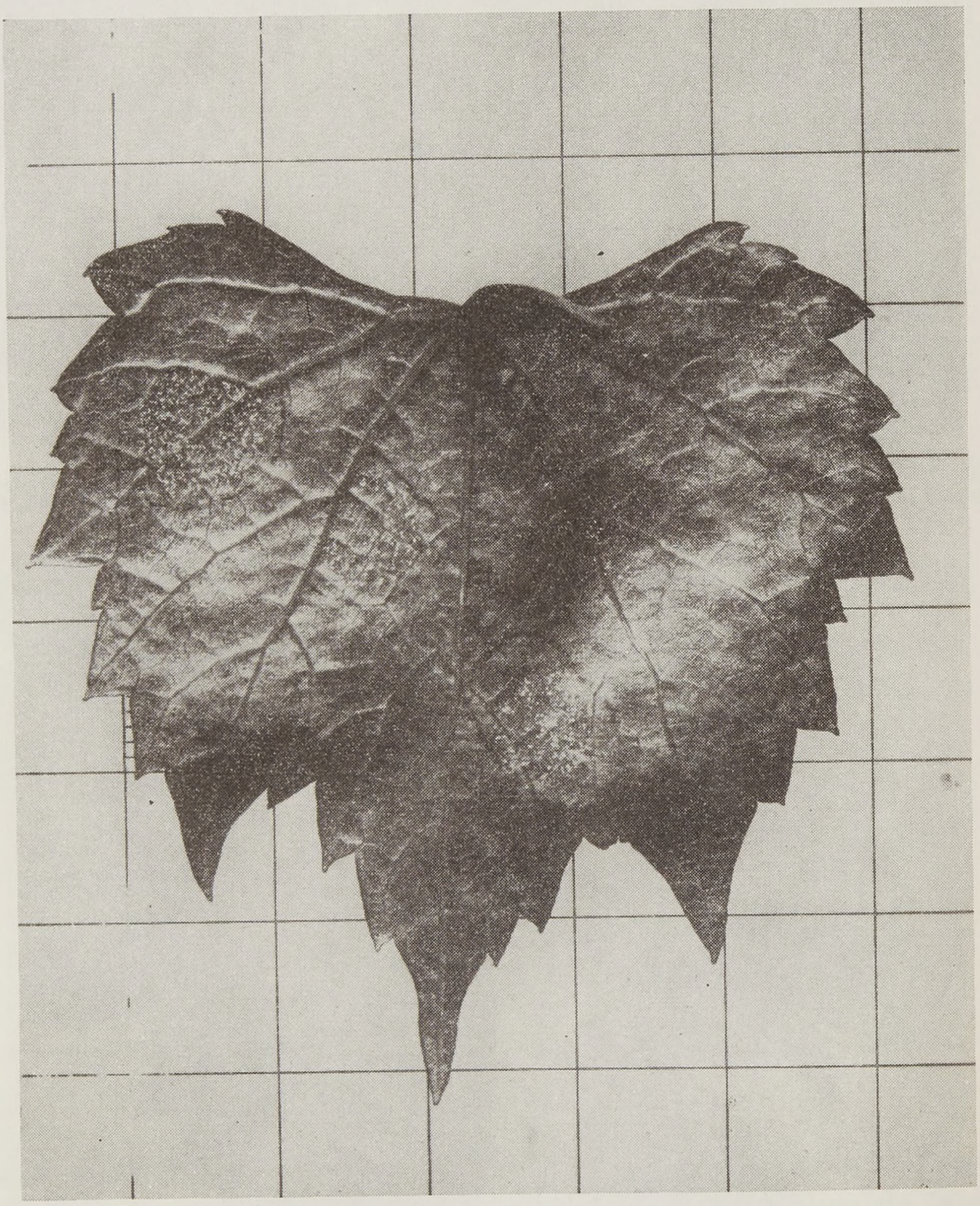


FIG. 81. — Émission de sporangiophores par une feuille de *V. rupestris* var. du Lot inoculée par le *P. viticola* en boîte de Pétri. Remarquer l'absence de nécroses étendues du limbe.

en survie en boîte de Pétri, il apparaît des nécroses péristomatiques et beaucoup de sporangiophores (fig. 81).

Tout se passe donc comme si les tissus *infectés* de cette Vitacée perdaient facilement leur eau, ce qui, dans des conditions de degré hygrométrique de l'air peu élevées conduit à leur dessiccation. MAGIMEL, DURQUETY et LEGRUX (1955) ont d'ailleurs montré grâce à une technique photographique spéciale que la circulation des liquides était particulière-

MINISTÈRE DE L'AGRICULTURE
I. N. R. A.
Station ... nçais
BIBLIOTHÈQUE

ment active dans les parties de feuilles de vigne infectées par le mildiou.

Lorsque ces dessiccations du limbe se produisent peu de temps après le début de l'infection elles peuvent limiter l'extension des taches de mildiou ; elles interviennent également souvent pour limiter la quantité de spores susceptibles de donner de nouvelles infections. Mais d'une manière générale on peut dire que ces nécroses ne jouent qu'un rôle très secondaire dans la résistance et ne sont pas d'un grand intérêt pour des travaux d'amélioration de la résistance des vignes cultivées.

3° *Conclusion.*

Contrairement à ce que NYSTERAKIS et dans une certaine mesure HUSFELD ont affirmé, nous voyons donc que les nécroses consécutives à l'infection par le *Plasmopara viticola* sont loin d'être la cause primordiale de la résistance des Vitacées à ce champignon. Comme le soupçonnait déjà HUSFELD et comme le confirment nos observations, il y a une autre cause de résistance qui intervient et que nous allons envisager maintenant.

c) Limitation de l'expansion du mycélium dans les tissus des Vitacées.

Cette cause de la résistance est très importante parce que c'est celle qui est à la base des travaux d'amélioration de la résistance au mildiou des vignes cultivées. Dans la deuxième partie de notre travail nous verrons en effet d'une façon éclatante que c'est le phénomène primordial qui conditionne la résistance des espèces et des hybrides d'espèces du genre *Vitis*.

Plusieurs auteurs ont recherché quelles pouvaient être les causes qui limitent l'expansion du mycélium dans les feuilles de Vitacées.

NYSTERAKIS (1943) a vu qu'il n'y avait aucune corrélation entre la pression osmotique mesurée de diverses façons et la résistance au mildiou de feuilles dont la physiologie était normale. De plus, il n'a trouvé aucune relation entre l'acidité totale, le pH et la résistance au *Plasmopara*. Enfin, il n'a pas trouvé de relation vraiment nette entre la résistance et les teneurs en azote, potasse, acide phosphorique, chaux, acides aminés, amidon et sucres.

L. C. PIOTH (1957) a recherché les différences qui existent entre plantes résistantes et plantes sensibles au mildiou tout d'abord du point de vue anatomique et ensuite du point de vue de leur composition chimique déterminée au moyen de la chromatographie sur papier du jus des feuilles.

Au cours de ces recherches, cet auteur a tout d'abord montré que

dans les feuilles de vigne atteintes par le mildiou il y avait une concentration du mycélium au niveau des cellules renfermant des cristaux d'oxalate de calcium. Chez les plantes très sensibles comme *V. vinifera* ces cellules sont toujours nombreuses à n'importe quelle époque du cycle végétatif. Chez les plantes résistantes comme *V. riparia* et *V. rupestris* ces cellules sont, au début de la végétation, en nombre inférieur par rapport à celui des plantes précédentes. Ensuite leur densité augmente pour devenir aussi importante que chez les plantes sensibles. Cette augmentation commence quand l'intensité de la croissance diminue, au même moment où, selon PIOTH, la réceptivité au mildiou de ces plantes résistantes s'accroît. Mais des plantes très résistantes comme *Parthenocissus quinquefolia* et *Ampelopsis brevipedunculata* font exception et renferment toujours beaucoup de cellules à oxalate.

Grâce à l'analyse chromatographique de jus de feuilles, le même auteur a constaté que l'on peut mettre en évidence des composés indoliques durant toute la période de végétation des plantes très sensibles au *Plasmopara viticola*. Chez des vignes très résistantes comme *Parthenocissus quinquefolia* et *Ampelopsis brevipedunculata* ces composés n'apparaissent jamais, peut-être parce que leur concentration est trop faible pour être révélée avec les moyens analytiques mis en œuvre. Chez des vignes un peu moins résistantes comme *V. riparia* et *V. rupestris*, le noyau indole n'est constaté qu'à partir du ralentissement de la croissance en même temps, selon l'auteur, que la sensibilité au mildiou de ces plantes s'accroît. Le test du coleoptile d'avoine a montré que ces composés indoliques avaient le caractère de substances de croissance. L'arrosage de plantes résistantes cultivées en pots, avec des solutions d'acide β-indolylacétique et d'acide β-indolylbutyrique a permis d'induire une certaine sensibilité chez des plantes résistantes et une certaine résistance chez des plantes sensibles : *Parthenocissus quinquefolia* est passé de la classe (1) de résistance 0 à la classe 2 ou 3, *V. riparia* est passé de la classe 1 à la classe 2 ou 3 tandis que *V. vinifera* tendait à passer de la classe 5 à la classe 4.

Dans des essais de culture de *Plasmopara viticola in vitro*, malheureusement conduits dans des conditions d'aseptie insuffisantes, PIOTH aurait obtenu la formation de sporangiophores au contact de substances de nature spongieuse plongées dans un milieu renfermant par litre : 0,027 g de $Fe Cl_3, 6H_2O$; 0,246 g de $MgSO_4, 7 H_2O$; 0,118 g de $Ca(NO_3)_2, 4H_2O$; 0,682 g de $KH_2 PO_4$; et 10 γ d'aneurine, 10 γ d'acide β-indolylacétique, 1 g d'asparagine, 200 γ d'acide tartrique, 100 γ d'acide oxalique, 100 γ d'acide malique, 10 γ d'acide citrique. L'asparagine, l'aneurine, l'acide β-indolylacétique et l'acide oxalique doivent être obligatoirement pré-

(1) L. C. PIOTH a noté la résistance et la sensibilité au mildiou d'après une échelle allant de 0 à 5, échelle qu'on peut considérer comme pratiquement analogue à notre échelle de notation allant de 0 à V.

sents ; les autres acides améliorent quant à eux le développement du champignon.

A la suite de toutes les observations précédentes, PIOTH a émis l'hypothèse d'un rôle primordial joué par les substances de croissance et l'acide oxalique dans les phénomènes de résistance et de sensibilité au mildiou.

Les conclusions auxquelles PIOTH a abouti ne sont pas en opposition avec les nôtres. En effet à la suite de nos observations, notamment sur les infections de culture de tissus, nous avons été amené à penser que le principal facteur de la résistance au mildiou agissait à la façon d'un facteur nutritif indispensable à la croissance du mycélium du champignon et présent en plus ou moins grande abondance dans les tissus des Vitacées.

De plus, certaines de nos conclusions permettent d'expliquer le comportement anormal de quelques plantes utilisées par PIOTH dans ses recherches. Dans son essai de démonstration du caractère substance de croissance des composés indoliques, elle a utilisé deux plantes qui sont également résistantes au mildiou (classe 0), ce sont *Parthenocissus quinquefolia* et *Cissus Voineriana*. *C. Voineriana* correspond à notre *Tetrastigma Voinerianum*. Leur identité ne fait aucun doute puisque leur origine est commune, en l'occurrence les serres de l'Institut d'Amélioration de la vigne du Geilweilerhof (Allemagne). Mais le test de croissance du coléoptile d'avoine appliqué à des chromatogrammes du jus de feuilles de ces deux espèces a montré que cette croissance était nulle pour *P. quinquefolia* alors qu'elle était notable pour *C. Voineriana*. Dans la série de résultats donnés par PIOTH on voit que cette dernière espèce contient une quantité de substance de croissance intermédiaire entre celles de *V. rupestris* et *V. Labrusca*, et celle de *V. vinifera*. Comme on sait que *V. rupestris* et *V. Labrusca* sont de la classe de résistance 3 on voit que pour *C. Voineriana* qui ne forme jamais de sporangiophores lorsqu'on infecte ses feuilles, la teneur en substance de croissance ne correspond nullement avec sa résistance au mildiou. En toute logique cette teneur devrait être nulle. Ce comportement anormal, totalement en désaccord avec les conclusions auxquelles est arrivée PIOTH, se comprend très bien grâce aux résultats que nous avons obtenus dans nos recherches. En effet, nous avons vu que les feuilles de *T. Voinerianum*, c'est-à-dire *C. Voineriana*, présentent une nécrose des stomates à travers lesquels les zoospores ont pénétré et que cette nécrose de l'hôte s'accompagne de la nécrose du mycélium qui ne peut plus se développer, bien qu'il y ait, d'après les résultats de PIOTH, des substances de croissance dans la feuille qui pourraient lui permettre une croissance notable.

Dans un autre ordre d'idées, nous avons vu que par un traitement des plantes au moyen de substances de croissance, PIOTH a induit une

certaine sensibilité au mildiou chez *Parthenocissus quinquefolia* qui forme des sporangiophores sur ses feuilles alors que normalement il n'en émet jamais. Ceci confirme bien l'opinion à laquelle nous avions abouti, à savoir que dans ce cas, la nécrose stomatique qui se produit habituellement aux stomates des feuilles, n'est pas la cause de l'arrêt du développement du mycélium, qui d'ailleurs n'apparaît jamais nécrosé comme cela se passe chez *C. Voineriana*.

A la suite de toutes ces observations, on peut dire que la limitation de l'expansion du mycélium dans les tissus des Vitacées est peut-être liée directement ou indirectement à la présence en quantité variable de certaines substances dans ces tissus, en particulier de substances de croissance. Lorsque ces substances sont absentes chez l'hôte, ou sont en trop faible quantité, le mycélium ne se développe pas après que la zoospore ait envoyé son tube germinatif dans le stomate. Lorsque ces substances sont présentes chez l'hôte, le développement du mycélium dans ces tissus et le nombre de sporangiophores qu'il forme, sont plus ou moins importants suivant qu'elles existent en plus ou moins grande quantité.

CHAPITRE VI

MODIFICATIONS DE LA RÉCEPTIVITÉ DES VITACÉES AU PLASMOPARA VITICOLA

Dans la réceptivité des Vitacées à l'égard du *Plasmopara viticola*, il peut se produire des changements orientés vers une plus grande résistance ou vers une plus grande sensibilité.

On peut dire que ces changements sont :

— soit une fluctuation de la réceptivité due à l'influence de la physiologie de l'hôte et des conditions climatiques sur l'infection, ces changements ne sont que temporaires ;

— soit une variation de la réceptivité due à des modifications d'ordre génétique intervenant chez l'hôte ou chez le parasite, ces changements sont alors définitifs.

I. — FLUCTUATION DE LA RÉCEPTIVITÉ DES VITACÉES A L'ÉGARD DU MILDIOU

Au cours de nos recherches, lorsque nous avons observé la réceptivité des Vitacées au *Plasmopara viticola*, soit à plusieurs époques de l'année dans le même milieu, soit à la même époque de deux années différentes, soit enfin dans des milieux différents, nous avons constaté une fluctuation de cette réceptivité due à une influence conjuguée de la physiologie des hôtes et des conditions climatiques. La physiologie des hôtes varie tout au long de leur cycle végétatif ce qui, selon toute vraisemblance, ne peut manquer d'avoir une action sur le développement du mycélium de *Plasmopara viticola* à l'intérieur des tissus des Vitacées. Parmi les conditions climatiques, la répartition et l'intensité des précipitations ainsi que l'état hygrométrique de l'air agissent à la fois sur la physiologie des hôtes, plus particulièrement sur leurs tissus infectés, et sur le développement du parasite.

Nous allons envisager sur des exemples les cas de fluctuation de la réceptivité que nous avons observés lors de la notation de la résistance des Vitacées.

A. — Notation de la résistance de plantes dans le même milieu.

Nous examinerons les deux cas suivants : notation de la résistance à deux époques différentes de la même année et notation de la résistance à la même époque de deux années différentes.

a) Notation de la résistance à des époques différentes de la même année.

Dans le tableau VI figurent les notations de la résistance au mildiou, d'après deux échelles (D. BOUBALS, 1956) allant de 0 (très résistant) à 5 (très sensible), du feuillage de 412 clones d'hybrides interspécifiques complexes dits « hybrides producteurs directs » établis en collection depuis une dizaine d'années. L'une de ces notations a été effectuée vers la mi-juillet 1955 après 6 attaques de mildiou, l'autre a été faite à la fin du mois d'octobre de la même année après 20 attaques de mildiou.

Ces hybrides résultent de croisements et de recroisements où sont entrées les espèces suivantes : *V. rupestris*, *V. Labrusca*, *V. Lincecumii*, *V. aestivalis*, *V. riparia*, *V. Berlandieri*, *V. cordifolia*, *V. cinerea* et *V. vinifera*. Ces hybrides sont, comme les espèces résistantes dont ils sont issus, des plantes chez lesquelles le facteur principal de la résistance au mildiou est la cause de résistance qui conditionne l'expansion du mycélium dans les tissus de l'hôte.

TABLEAU VI

Notation de la résistance et de la sensibilité du feuillage de 412 clones d'hybrides interspécifiques à deux époques différentes.

		Notation du 19 Octobre 1955						Totaux
		0	1	2	3	4	5	
Notation de mi-Juillet 1955	0		1	6	10	22	2	41
	1			17	47	82	23	169
	2		1	12	36	80	22	151
	3			3	4	25	12	44
	4					4	2	6
	5						1	1
Totaux			2	38	97	213	62	412

Le tableau VI montre que le feuillage de ces plantes dites résistantes présente une réceptivité considérablement variable selon l'époque de

l'année à laquelle elle est notée : en juillet les plantes notées 0, 1 et 2 sont très nombreuses, elles le sont beaucoup moins en octobre ; en juillet les plantes notées 4 et 5 sont peu nombreuses, elles le sont davantage en octobre.

Dans les mêmes conditions on a cependant remarqué que la grande sensibilité de *V. vinifera* est constante toute l'année, cette espèce recevant toujours la note 5.

Les causes que l'on peut invoquer pour expliquer cette fluctuation de la réceptivité au mildiou sont en premier lieu le nombre d'attaques de *Plasmopara viticola* et le nombre de spores mises en jeu à chaque attaque, nombres qui sont très inférieurs pour la notation de juillet à ce qu'ils sont pour la notation d'octobre.

Il intervient de plus des différences dans la physiologie des hôtes : jusqu'en juillet, c'est un feuillage en voie de croissance qui est soumis aux attaques du parasite, tandis qu'à l'automne le feuillage a sa croissance arrêtée et est entré en sénescence.

Enfin cette fluctuation de la réceptivité peut s'expliquer aussi par l'influence qu'ont les conditions climatiques sur les tissus infectés des hôtes. Dans une étude précédente nous avons vu que des nécroses du limbe interviennent lors de l'infection des feuilles de Vitacées résistantes. Elles sont dues aux pertes d'eau des tissus infectés qui sont très abondantes lorsque le degré hygrométrique de l'air descend au-dessous d'un certain seuil, entraînant ainsi la mort par dessiccation des cellules qui constituent les tissus du limbe. Quand ces dessiccations interviennent peu de temps après le début de l'infection, elles limitent considérablement l'expansion du mycélium, réduisant ainsi les dégâts susceptibles d'être causés aux feuilles. Ces dessiccations prématurées conduisent alors à considérer des plantes comme plus résistantes que ce qu'elles sont en réalité. Ce phénomène de modification de la réceptivité des vignes, particulièrement important dans le cas d'espèces comme *V. rupestris* l'est également dans le cas des nombreux hybrides interspécifiques complexes dits « hybrides producteurs directs » chez lesquels cette espèce est très souvent intervenue comme géniteur. Ceci est dû à la texture particulière de leurs feuilles.

b) Notation de la résistance à la même époque de deux années différentes.

Nous avons noté en 1953 et 1955, à la fin du mois d'octobre, la résistance du feuillage de 413 hybrides interspécifiques complexes établis dans la même collection, suivant une échelle de notation allant de 0 (très résistant) à 5 (très sensible) (D. Boubals, 1956). La répartition de ces clones en cinq classes est donnée pour chaque année dans le tableau VII.

TABLEAU VII

Répartition de 413 clones d'après la notation de la résistance de leur feuillage à l'automne en 1953 et à l'automne en 1955.

	Classes						Total
	0	1	2	3	4	5	
1953.....		5	34	61	281	32	413
1955.....		2	26	86	230	69	413

Un test d'homogénéité montre qu'à la valeur $\chi^2 = 25{,}244$ correspond une probabilité inférieure à 0,01 : autrement dit, la distribution des clones en classes de 1 à 5 au cours de deux années a moins d'une chance sur cent d'être due au hasard. La répartition des clones en 1955 est donc significativement différente de la répartition des clones en 1953. Cela tient à ce qu'en 1955 les conditions de milieu ont été plus favorables à l'évolution du mildiou qu'en 1953 ; en effet, si le nombre d'attaques n'a pas été très différent : 18 attaques en 1953, 20 attaques en 1955, le mildiou a par contre pu se développer pendant une partie de l'été 1955 ce qui a eu pour conséquence cette année-là, la présence de beaucoup de germes à partir du moment où est intervenue la période humide de l'automne. Il en est résulté des atteintes plus nombreuses et plus étendues et par là une notation plus sévère en 1955 qu'en 1953.

B. — Notation de la résistance dans deux milieux différents.

Ce cas se présente lors de la détermination de la résistance des plants de vigne issus de semis qui peut être effectuée de plusieurs façons. On peut tout d'abord l'effectuer en serre, les plantes étant cultivées en pots ou dans des couches. On peut également l'effectuer en pépinière irriguée en plein air, sur des plants issus de semis effectués sur place, ou sur des plants de semis repiqués après leur sortie de la serre.

Nos observations nous ont montré que la réceptivité au mildiou des plants de semis cultivés en serre et la réceptivité des mêmes plantes cultivées en pépinière, en plein air, sont loin d'être constamment identiques.

Dans le tableau VIII nous donnons les notes de résistance attribuées à des séries de plants infectés en serre et en plein air (D. BOUBALS, 1956). En serre les plants avaient subi deux inoculations massives par le *Plasmopara viticola* à 24 heures d'intervalle, à la suite de quoi ils avaient été triés en classes de résistance et de sensibilité allant de 1 (très résistant) à 5 (très sensible). En pépinière, où les plants avaient été établis groupés par classe de résistance, la première notation (colonne A du tableau VIII)

avait été effectuée en août après l'intervention de 10 attaques, la seconde notation (colonne B) avait été faite en octobre après que soient intervenues 25 attaques du parasite.

TABLEAU VIII

Comportement à l'égard du mildiou de descendances cultivées en serre et en pépinière.

Origine de la descendance	Notation en serre (1954)	Notation en pépinière	
		Août 1955 A	Octobre 1955 B
Croisement de : 41 B × 333 E. M. (*V. Berlandieri* × *V. vinifera* var. Chasselas) (*V. Berlandieri* × *V. vinifera* var. Cabernet Sauvignon).	2	3	4
	3	3	4
	4	4	4
	5	4-5	5
Autofécondation de B. C. 2. (*V. Berlandieri* × *V. vinifera* var. Colombard).	1	1	3
	2	2	3
	3	3	4
	4	4	5
Autofécondation de 595 Oberlin (*V. vinifera* var. Gamay × *V. riparia*).	1	1	2
	2	2	2-3
	3	3	2-3
	4	3-4	3
	5	4	4-5
Autofécondation de Baco 1. (*V. vinifera* var. Folle blanche × *V. riparia*).	1	1-2	1
	2	2-3	3
	3	3	4
	4	4	4
	5	5	5
Autofécondation de 18-315 Seyve-Villard.	1	1-2	2
	2	2	2-3
	3	3	3
	4	—	4
Autofécondation de 261-13 Galibert. (12-375 S. V. × *V. vinifera* var. Sémillon).	2	2-3	5
	3	3	5
	4	4	5

Pour toutes les descendances on constate que la notation de la résistance des plants de semis cultivés en serre correspond assez bien avec la notation A effectuée en août en pépinière. Dans les deux cas, il s'agit d'une notation effectuée après des infections de plantes en pleine croissance, c'est-à-dire dont l'état physiologique devait être très voisin bien que les conditions de culture soient très différentes.

La notation B de la résistance en pépinière pratiquée à l'automne est différente des deux notations précédentes, les plantes paraissant en général plus sensibles. Cette différence dans la réceptivité est en grande partie due au fait qu'en pépinière les conditions climatiques de cette saison, en particulier du point de vue humidité, favorisent considérablement le parasite dont les attaques sont plus nombreuses et les conséquences sur les plantes plus sévères.

C. — Conclusion.

L'étude de cas de fluctuation de la réceptivité des Vitacées au mildiou montre que celle-ci est considérable. Si l'on veut déterminer d'une façon valable la résistance au mildiou de plantes données, il faut se placer dans certaines conditions très favorables au parasite et dans lesquelles la sensibilité de ces plantes est maximum. Ces conditions sont réalisées en plein champ, à l'automne, dans les pépinières irriguées. Mais outre qu'elles ne se présentent qu'une fois par an, on ne peut y placer toutes les Vitacées que l'on désire. Ces conditions ne sont donc pas pratiques pour tous les travaux que nous effectuons.

Au cours de l'étude des causes de la résistance au mildiou, nous avons vu que l'infection de feuilles détachées des plantes et placées en chambre humide, en plus de sa facilité de réalisation à tout moment de l'année, se produit également dans des conditions très favorables au parasite. Donc l'inoculation de feuilles isolées en survie en boîte de Pétri est la technique à laquelle on doit faire appel lorsqu'on veut déterminer à quelle classe de résistance ou de sensibilité : i, O, I, II, III, IV, V appartient une Vitacée dont on ignore le comportement exact à l'égard du *Plasmopara viticola*.

II. — VARIATION DE LA RÉCEPTIVITÉ DES VITACÉES A L'ÉGARD DU MILDIOU

Ces modifications d'ordre génétique, qui sont définitives, peuvent intéresser les causes de résistance et de sensibilité des hôtes et l'action parasitaire du *Plasmopara viticola*.

A. — Modifications d'ordre génétique concernant les hôtes.

Il s'agit des mutations intéressant les gènes conditionnant la résistance et la sensibilité.

Ce problème est particulièrement important en ce qui concerne l'espèce très sensible *V. vinifera*. Existe-t-il à l'intérieur de certains cépages (variétés) de cette espèce des cas de mutation vers une plus grande résistance? Jusqu'à présent les quelques recherches (W. Scherz, 1937 et 1943) effectuées sur ce sujet se sont révélées négatives en ce qui concerne leurs conséquences agronomiques.

L'étude de ce problème qui est lié à celui de la transmission héréditaire de la résistance sera reprise dans la deuxième partie de notre travail.

B. — Modifications d'ordre génétique concernant le Plasmopara viticola : le problème des formes et races physiologiques.

a) Position du problème.

On sait que de nombreuses espèces de champignons phytopathogènes sont constituées par un nombre variable d'entités qui se distinguent par leur pouvoir pathogène à l'égard de certaines plantes hôtes et parfois aussi par leur morphologie (celle des spores en particulier), leur comportement cultural sur milieu inerte et par certaines réactions physico-chimiques. Ces entités ont été appelées *formes spécialisées* par Eriksson et *races physiologiques* par E. C. Stakmann (1929).

C'est ainsi que parmi les champignons parasites de la vigne, on sait depuis peu (E. S. Luttrell, 1948), qu'il existe aux États-Unis trois formes spécialisées de *Guignardia Bidwellii* (Ell.) Viala et Ravaz, agent de la maladie du « Black-rot », qui diffèrent notamment par les genres et espèces de Vitacées qu'elles sont susceptibles d'infecter, par les dimensions de leurs spores et par leur type de culture *in vitro*. Chez *Pseudopeziza tracheiphila* Muller-Thurgau, qui est la cause du « Brenner », H. Henniger (1954) a mis en évidence l'existence de comportements différents du champignon lorsqu'on le cultive sur milieu gélosé.

Comment se présente ce problème des formes et races en ce qui concerne le *Plasmopara viticola* qui sévit en France et en Europe? Des tentatives de recherche de races physiologiques ont été effectuées dans divers pays.

W. Scherz a publié en 1937 les résultats d'une étude effectuée en Allemagne et dans certains autres pays d'Europe. Tout d'abord, il a inoculé des plantes en pots, plantes qui étaient des F_2 de 595 Oberlin (lui-même issu du croisement *V. vinifera* var. Gamay × *V. riparia*) avec différentes provenances de mildiou des régions viticoles allemandes. Bien que Scherz ne l'ait pas précisé, l'origine géographique de ces provenances permet de penser qu'elles ont presque toutes été prélevées sur des variétés de *V. vinifera*. Les attaques du feuillage ont été notées d'après l'échelle mise au point à Müncheberg par Husfeld (1933). A la fluctuation près, il n'a pas été constaté de différences dans le comportement des plantes pour ce qui est de leur résistance et de leur sensibilité vis-à-vis des différentes provenances de *Plasmopara*. D'autre part, du bois des clones précédents a été envoyé en Italie du Nord, en Roumanie et en Turquie où l'on a étudié *in situ* leur comportement à l'égard du mildiou. Dans ce cas également, aucun fait n'a permis de penser qu'il pouvait y avoir des races différentes de *Plasmopara* dans ces pays.

En Italie, E. Baldacci (1944) a inoculé en serre une variété de *V. vinifera* très sensible (Cyclopica) avec une provenance de *Plasmopara viticola* s'attaquant aux grappes d'une variété de *V. vinifera* (Barbera), une provenance prélevée sur feuilles de Clinton (Hybride F_1 *Labrusca* × *Riparia* résistant) et une provenance prélevée sur feuille *V. vinifera* (var. Croatina). Les résultats n'ont pas montré de différences en ce qui concerne la diffusion de la maladie (pourcentage de feuilles atteintes) et l'intensité de l'attaque (moyenne des taches de mildiou par feuille).

Au Portugal, M. C. P. Coutinho (1945) a inoculé des plantes de *V. rupestris*, de 93-5 C (F_1 de *Rupestris* × *Vinifera*), un hybride producteur direct et quatre variétés de *V. vinifera* (Dedo de Dama, Vinhâo, Azal, Assario), avec huit provenances régionales de mildiou sans qu'il apparaisse de différences dans la notation de l'attaque. De même, l'inoculation en plein champ de vignes sélectionnées comme résistantes, par plusieurs provenances de *Plasmopara*, n'a pas révélé de différences dans le comportement de ces clones en ce qui concerne leur type de résistance ou de sensibilité.

Toutes les recherches effectuées jusqu'à présent ont donc abouti à l'idée qu'il n'existe pas de races physiologiques de *Plasmopara viticola* en Europe.

Pourtant la variation du pouvoir pathogène chez le mildiou américain est un fait certain depuis les travaux de V. Santilli (1956, 1957). Ce chercheur a réussi à mettre en évidence qu'il existe deux races de *Plasmopara viticola* différentes par la dimension de leurs sporanges et par les hôtes qu'elles sont susceptibles d'infecter. Il a en effet constaté que le *Plasmopara viticola* de l'ouest des États-Unis attaque seulement *V. Californica*, *V. Girdiana*, *V. Arizonica* et *V. Treleasei* Munson. Le *Plasmopara viticola* de l'est, dont les sporanges sont plus petits, attaque fortement les mêmes espèces, et également *V. vinifera*. De plus, alors que les sporanges du mildiou de l'est ne germent plus à partir de 25°C, cette inhibition de germination à partir de cette température ne joue pas pour le mildiou de l'ouest. Sur les feuilles infectées par le mildiou de l'ouest, la sporulation est plus longue à se produire malgré des conditions optima. Le trempage des feuilles dans l'eau diminue le temps requis pour la sporulation et accroît cette dernière.

Une critique générale peut être adressée à la plupart des travaux effectués en Europe : c'est que tous les auteurs précédents paraissent avoir expérimenté, dans la grande majorité des cas, uniquement sur des provenances de *Plasmopara* recueillies sur des variétés de *V. vinifera*. Nous ne pensons pas que ce soit sur cette espèce très sensible que l'on ait le plus de chances et de facilités pour mettre en évidence des races physiologiques. En effet, pour tous les champignons phytopathogènes, et pour le *Plasmopara viticola* il doit en être de même, l'existence de

formes ou de races physiologiques est seulement évoquée lorsque la résistance des espèces, des variétés ou des hybrides d'espèces et de variétés, habituellement pas ou peu attaqués, est en défaut.

Connaît-on des cas où la résistance de telles vignes ait été ou soit mise en défaut, ou tout au moins nettement diminuée? Oui lorsque le parasite connaît un développement considérable au cours de la période de végétation ; cette sensibilité inhabituelle est alors attribuée aux conditions de milieu exceptionnellement favorables à l'évolution du parasite. La résistance de certaines espèces ou hybrides d'espèces est également diminuée au cours de la période automnale, particulièrement dans les pépinières irriguées ; cette plus grande sensibilité est d'ordinaire attribuée aux conditions de milieu qui sont alors très favorables au mildiou et à la physiologie particulière des hôtes à ce moment-là.

De toute façon, ce sont là les deux séries de conditions dans lesquelles il est raisonnable de rechercher si l'attaque de plantes résistantes n'est pas due à l'intervention de formes ou de races physiologiques. Il est alors facile, grâce à un test du pouvoir pathogène de chaque provenance de mildiou sur une série d'hôtes différentiels, de savoir si la sensibilité manifestée par des plantes habituellement résistantes est due à l'intervention de nouvelles formes du parasite ou s'il faut l'attribuer aux conditions dans lesquelles se développent l'hôte et le parasite.

Si des conditions très favorables au mildiou sont assez rares pendant la période de croissance de la végétation, elles sont au contraire fréquentes au cours de l'automne. Lors de la recherche de formes ou de races physiologiques, il nous paraît donc intéressant de prospecter à cette saison les collections de Vitacées et de leurs hybrides, les vignes d'hybrides producteurs résistants et surtout les pépinières de plantes résistantes afin d'y repérer les cas d'atteintes anormales.

Ce sont ces principes qui ont guidé nos recherches sur la mise en évidence de modifications de l'action parasitaire du *Plasmopara viticola*. Dans ce travail, nous n'avons d'ailleurs pas voulu résoudre d'une façon définitive le problème de l'existence ou de la non existence des races, ainsi que dans cette dernière éventualité réaliser un inventaire complet de ces entités, mais plutôt mettre au point une technique d'étude des cas particuliers où les modifications de la réceptivité des Vitacées sont susceptibles d'être attribuées à l'intervention de races physiologiques de *Plasmopara viticola*.

D'après ce que nous savons maintenant sur les causes de la résistance des Vitacées au mildiou, il est logique d'imaginer quelles modifications concernant le pouvoir pathogène du champignon pourraient être à l'origine de l'apparition de races physiologiques de *Plasmopara viticola*. Tout d'abord, chez les plantes où le mycélium meurt toujours nécrosé dans le stomate de pénétration, il pourrait arriver que pour des raisons inhé-

rentes au champignon cette nécrose ne se produise plus et que le mycélium se développe dans le mésophylle et donne des sporangiophores. On aurait affaire là, à un premier type de race physiologique dont la virulence serait accrue.

Ensuite, chez les plantes dont la résistance se manifeste par la limitation plus ou moins grande du développement du mycélium dans leurs tissus, et par conséquent se traduit par la limitation de l'émission des sporangiophores, il pourrait y avoir un changement marqué dans la capacité de développement du mycélium et par là une modification sensible de l'émission des sporangiophores. Parmi ces changements de virulence du champignon qui pourraient alors être attribués à l'apparition de races physiologiques, on attache surtout de l'importance aux accroissements de virulence. Comme l'ont montré Paul E. WAGGONER et J. R. WALLIN (1952) ces accroissements peuvent se traduire de plusieurs façons différentes, toutes conditions étant égales par ailleurs :

— il peut y avoir une augmentation générale de la virulence du champignon sur toutes les plantes hôtes (« *pathic races* ») ;

— il peut y avoir une augmentation de la virulence pour certains hôtes seulement (« *hostic races* ») ;

— il peut y avoir des différences de virulence selon les combinaisons d'isolements de l'agent pathogène avec différentes conditions de milieu (« *environmental races* ») ;

— il peut y avoir des différences dans la durée de développement de certains isolements du champignon (« *dévelopmental races* »).

Ce sont surtout les deux premiers types de races qui nous intéressent parce que leurs conséquences sont très importantes en ce qui concerne les travaux d'amélioration de la résistance au mildiou des vignes cultivées.

Puisque jusqu'à maintenant en Europe, des plantes résistantes comme *V. riparia*, *V. Berlandieri*, *V. rupestris*, *V. cordifolia*, etc. et leurs hybrides n'ont jamais vu leur résistance être diminuée, on ne connaît donc pas de races du type « pathic » défini par WAGGONER et WALLIN. Par contre, le mildiou de l'ouest des États-Unis qui n'attaque pas *V. vinifera* peut être considéré comme étant à la fois une race de type « hostic », « environmental », et « developmental » différente de celle constituée par le mildiou de l'est qui attaque gravement *V. vinifera*.

b) **Technique de détermination des formes ou races physiologiques.**

Le principe en réside dans l'*inoculation*, dans des conditions déterminées, d'une *série d'hôtes différentiels*, par des provenances du champignon dont on suppose qu'elles peuvent appartenir à des formes ou des races différentes ; on compare ensuite, grâce à une méthode de *notation de la virulence*, le comportement de ces isolements du parasite sur les différents hôtes différentiels.

1° Hôtes différentiels

La série d'hôtes différentiels doit être établie en fonction du type de spécialisation parasitaire que l'on veut mettre en évidence. Dans tous les cas, celle-ci comportera le clone de vigne sur lequel les attaques anormales du parasite permettent de supposer l'existence d'une forme ou d'une race spécialisée. Quand on comparera des isolements de *Plasmopara viticola* pour savoir si le mycélium est toujours tué lorsque survient la nécrose au stomate, on pourra choisir l'une des deux espèces suivantes :

Tetrastigma lanceolarium.

Cissus quadrangularis.

Lorsqu'on comparera des isolements du champignon pour savoir si leur virulence est la même, c'est-à-dire si la quantité de mycélium et par conséquent la quantité de sporangiophores susceptibles d'être formées sur des feuilles est identique, on pourra choisir une série d'hôtes parmi les espèces et hybrides d'espèces suivants, dont le type de résistance ou de sensibilité est actuellement bien connu :

Parthenocissus quinquefolia, type d'infection habituel O
Ampelopsis bipinnata, type d'infection habituel O
Ampelopsis orientalis, type d'infection habituel (fig. 14) IV
Ampelopsis cordata, type d'infection habituel I
Vitis rotundifolia, type d'infection habituel (fig. 5) O
Vitis riparia, type d'infection habituel (fig. 19). I
Vitis rubra, type d'infection habituel (fig. 10 et 11) I
Vitis Berlandieri, type d'infection habituel (fig. 13) II-III
Vitis rupestris, type d'infection habituel (fig. 81) III
Vitis Arizonica, type d'infection habituel V
Vitis Californica, type d'infection habituel V
Vitis vinifera,type d'infection habituel (fig. 15) V
Vitis Wilsonae, type d'infection habituel O
Vitis Thunbergii, type d'infection habituel I
Vitis Amurensis, type d'infection habituel (fig. 22) IV
595 Oberlin (hybride *Riparia* × *Vinifera*) II
23-18 Seyve-Villard (hybride interspécifique complexe) II
18-315 Seyve-Villard, type d'infection habituel III
18-402 Seyve-Villard, type d'infection habituel III
12-375 Seyve-Villard, type d'infection habituel IV

2° Technique d'inoculation des hôtes différentiels

Il y a deux éventualités à envisager.

Lorsqu'il s'agit simplement de savoir si un isolement de *Plasmopara viticola* présente la nécrose des zoospores dans le stomate en même temps

que celle de l'hôte, l'inoculation des hôtes différentiels est facile à réaliser. Pour chaque isolement à tester, on prépare une suspension de sporanges que l'on pulvérise sur des feuilles isolées en survie en boîte de Pétri des hôtes différentiels. Lorsqu'on dispose de peu de sporanges pour chaque isolement, on procède de la façon suivante : à l'aide d'une pipette ou d'une baguette de verre on apporte des sporanges des différentes provenances à tester dans quelques gouttes d'eau bidistillée disposées sur la face inférieure des feuilles à inoculer. Dans ce cas on peut infecter chaque moitié de feuille avec une provenance différente. On réalise toujours trois à cinq répétitions.

Par contre, lorsqu'il s'agit de savoir si des isolements ont une virulence différente se traduisant par une émission plus ou moins importante de sporangiophores, l'inoculation des hôtes différentiels est moins simple à réaliser. Si l'on dispose de peu de sporanges il faut au préalable effectuer une ou plusieurs multiplications des spores de chaque isolement sur des feuilles d'un même clone de vigne très sensible au mildiou. Ensuite, lorsqu'on prépare des suspensions de sporanges de chaque provenance à tester, il faut égaliser les teneurs en sporanges vivants de chacune de ces suspensions. Il est possible alors d'inoculer suivant les méthodes exposées dans le chapitre III la série d'hôtes différentiels qui peut être constituée par des feuilles isolées en survie en boîte de Pétri ou par des plantes en pots cultivées en serre. Il est nécessaire de prévoir de trois à cinq répétitions pour l'inoculation de chaque hôte différentiel.

Dans tous les cas, pendant le déroulement de l'infection il est bon d'effectuer des observations concernant :

— la réussite de celle-ci, ce qui peut être constaté lors de l'apparition des premiers symptômes : nécroses stomatiques, décoloration du limbe, apparition de sporangiophores ;

— la durée de la période stérile du champignon, c'est-à-dire le temps qui s'écoule entre le moment de l'inoculation et celui de l'apparition des sporangiophores.

3° Méthodes de notation de la virulence des différents isolements du champignon

Lorsqu'on veut simplement se rendre compte si le mycélium forme ou ne forme pas de sporangiophores sur une série d'hôtes différentiels, la méthode de notation permettant la comparaison des isolements ne présente pas de difficultés : il suffit de constater la présence ou l'absence de sporangiophores par un examen détaillé de la face inférieure des feuilles, examen qui peut nécessiter l'emploi d'une loupe binoculaire.

La comparaison des isolements est plus délicate lorsqu'on désire mettre en évidence des différences dans l'intensité de croissance du mycé-

lium du champignon dans les feuilles. On peut alors se contenter d'effectuer une notation d'après l'échelle de résistance allant de O à V (définie page 132) ; celle-ci peut suffire pour mettre en évidence des différences importantes. Si l'on désire plus de précision, ce qui est nécessaire quand les différences sont faibles, on peut utiliser une méthode de notation basée sur la numération des sporanges formés sur chaque hôte, méthode identique à celle que nous avons employée dans la deuxième partie de notre travail pour définir exactement l'échelle de résistance des inoculations de feuilles isolées en survie en boîte de Pétri (voir page 162). Cette dernière méthode peut s'appliquer à des essais de détermination de races physiologiques mettant en œuvre non seulement des inoculations sur feuilles isolées en survie, mais aussi des inoculations de plantes établies en serre, à condition que dans ce dernier cas il ne se produise pas de dessiccation de taches de mildiou avant la sortie des sporangiophores. Si on ne peut empêcher que cette dessiccation intervienne on doit alors baser la méthode de notation sur le pourcentage de limbe envahi par le mildiou. Celui-ci est obtenu en découpant les parties de limbe atteintes par le champignon et en les pesant, ainsi que les parties de limbe intactes, après dessiccation à l'étuve. Grâce à ces méthodes de notation on peut exprimer d'une façon précise la valeur de la virulence de chaque isolement du champignon pour chaque répétition d'inoculation de chaque hôte différentiel. Les données ainsi obtenues permettent d'effectuer l'analyse de la variance de l'essai. Lorsque dans cette analyse, il y a des différences significatives au point de vue statistique entre isolements pour la quantité moyenne de maladie que chacun d'eux provoque sur tous les hôtes différentiels, on dit que l'on a affaire à des races du type « pathic ». Lorsque dans l'analyse de la variance l'interaction « hôte × isolement du champignon » est significative on se trouve en présence de races de type « hostic ».

c) **Recherches effectuées.**

Nous avons effectué des recherches :

— d'une part en essayant de provoquer des mutations concernant le pouvoir pathogène du *Plasmopara viticola*,

— d'autre part en prospectant les cas de sensibilité anormale dans des pépinières de vignes résistantes.

1° Tentatives effectuées en vue de provoquer des mutations du pouvoir pathogène de Plasmopara viticola

D'après les travaux de M. Bosc (1946) on sait que la méiose se produisant probablement lors de la germination de l'oospore (œuf d'hiver), le mycélium de *Plasmopara viticola* qui se développe dans les tissus des Vitacées et les sporanges que portent les sporangiophores qu'il forme

ont des noyaux haploïdes. Donc s'il se produit des mutations au stade sporange elles doivent s'extérioriser, qu'elles soient dominantes ou récessives. Cet état ploïdique est par conséquent avantageux pour faire des recherches sur les mutations provoquées.

Nous avons soumis des sporanges de mildiou à l'action des rayons X [1] en vue de voir s'il était possible d'obtenir des races de mildiou donnant des sporangiophores sur des feuilles de *Tetrastigma lanceolarium* et de *V. rotundifolia*. Sur ces plantes, il n'y a habituellement pas d'émission de sporangiophores, soit parce que la zoospore est nécrosée lorsqu'elle traverse le stomate (*T. lanceolarium*), soit parce qu'il manque peut-être un facteur nécessaire à la croissance du mycélium chez la plante (*V. rotundifolia*).

Pour cela nous avons recueilli des sporanges par brossage à sec de la face inférieure de feuilles infectées. Ces sporanges ont été soumis à l'action des rayons X sous 100 KV et 5 mA, C. D. A. 2 mm,5 Al, à la dose de 5 000 rœntgens minute à 4 cm. La dose totale donnée a été de 30 000 rœntgens ; cette dose correspond à la dose létale 50 déterminée au préalable expérimentalement. Après le traitement les sporanges ont été mis en suspension dans de l'eau bidistillée. Cette suspension a été pulvérisée sur des feuilles de *T. lanceolarium* et de *V. rotundifolia* isolées en survie en boîte de Pétri et placées à 22°-23°. Sept jours après l'inoculation on n'a jamais pu observer l'émission d'un seul sporangiophore sur une quelconque des feuilles des deux espèces précédentes.

2° Prospection de cas de sensibilité anormale dans des pépinières de vignes résistantes

En 1954, nous avons prospecté des pépinières d'hybrides interspécifiques résistants dits « hybrides producteurs-directs », dans le Bas-Languedoc et dans le Sud-Ouest de la France, afin d'y rechercher des cas où ces hybrides manifestaient une sensibilité inhabituelle.

Dans une pépinière de Quissac (Gard) notre attention a été attirée par la présence, au sein d'une parcelle de plants racinés de 18-402 Seyve-Villard (hybride interspécifique très complexe du genre Vitis), de trois zones circulaires voisines, de 2 à 3 mètres de diamètre chacune, où le feuillage des plants était très endommagé par le mildiou au point d'être en grande partie détruit. Tout autour de ces zones et dans le reste de la parcelle, les dégâts étaient beaucoup plus faibles, et cela d'une façon homogène. Dans ces parties très atteintes, rien dans la topographie des lieux ne permettait de penser apparemment à un micro-climat plus favorable à l'évolution du *Plasmopara viticola* que celui du restant de la pépi-

[1] Ce travail a pu être effectué grâce aux moyens mis à notre disposition au Centre anticancéreux de Montpellier par le Professeur P. Lamarque et le Docteur J. Gary-Bobo que nous tenons à remercier particulièrement.

nière. Dans les parcelles voisines où d'autres hybrides interspécifiques simples ou complexes, plus résistants ou moins résistants que le 18-402 S. V. étaient cultivés, ce phénomène ne se reproduisait pas, les atteintes étaient homogènes et ne paraissaient pas anormales en ce qui concerne leur degré.

D'autres observations (1) ont été effectuées dans des pépinières du Tarn-et-Garonne, de la Haute-Garonne et des Basses-Pyrénées où était cultivé l'hybride interspécifique complexe 18-315 Seyve-Villard. Habituellement, cet hybride a une résistance suffisante pour se passer de tout traitement contre le mildiou ; sur ses feuilles le *Plasmopara viticola* provoque la formation de zones nécrotiques limitées par les nervures. La sortie de sporangiophores est très faible ou inexistante. Dans une pépinière de coteau située au Fréchet près de Martres-Tolosane (Haute-Garonne), il présentait des atteintes du feuillage et une émission de sporangiophores plus importantes que d'habitude. Les autres hybrides interspécifiques cultivés dans la même pépinière, le 12-375 Seyve-Villard en particulier, étaient considérablement atteints par le *Plasmopara viticola* malgré l'intervention de quelques traitements cupriques.

Nous avons mis en comparaison, sur des feuilles isolées en survie en boîte de Pétri d'une série d'hôtes différentiels, quatre isolements de *Plasmopara viticola* provenant :

— de la pépinière de Quissac :

— un isolement prélevé dans les zones de plus grande virulence du mildiou,

— un isolement prélevé dans les parties de la pépinière où les atteintes étaient moins graves ;

— de la pépinière du Fréchet ;

— des collections de vigne de l'École Nationale d'Agriculture de Montpellier où la virulence du champignon était apparemment normale.

La série d'hôtes différentiels a été inoculée trois fois (répétitions) par chacun des quatre isolements de *Plasmopara viticola*. Dans une répétition, chaque hôte différentiel était représenté par trois feuilles isolées en survie en boîte de Pétri. Après l'émission des sporangiophores, on a noté chaque feuille d'après l'échelle de notation O, I, II, III, IV, V qui est définie dans le chapitre I de la deuxième partie (p. 132). Chaque répétition d'inoculation d'un hôte différentiel par un isolement de *Plasmopara viticola* a été caractérisée par la note de sensibilité la plus élevée parmi les trois attribuées.

Cette note a été transformée en une nouvelle note directement proportionnelle à la sensibilité au mildiou selon la correspondance suivante :

O = 0, I = 1, II = 4, III = 18, IV = 33, V = 63.

(1) Nous tenons à remercier J. P. ARTOZOUL, Ingénieur Agricole, qui nous a aidé considérablement dans cette prospection par sa connaissance des pépinières de vigne du Sud-Ouest de la France.

Cette nouvelle notation, basée sur la proportion de sporanges formés par chaque classe de la précédente échelle, est définie dans le chapitre III de la deuxième partie (p. 162). C'est à partir de ces notes maxima attribuées à chaque répétition d'inoculation, de chaque hôte différentiel, que l'on a comparé la virulence des quatre isolements grâce à des tests statistiques.

Nous ne fournissons pas le détail de toutes ces notes, nous donnons seulement pour chaque isolement la moyenne des notes maxima des trois répétitions de l'inoculation de chaque hôte différentiel (voir tableau IX, colonne *x*).

TABLEAU IX

Comparaison de la virulence de quatre isolements de Plasmopara viticola.

Hôtes différentiels	Quissac				Le Fréchet		Montpellier	
	A (1)		B (2)					
	x (3)	*y* (4)	*x* (3)	*y* (4)	*x* (3)	*y* (4)	*x* (3)	*y* (4)
V. rotundifolia	0	0	0	0	0	0	0	0
V. rubra	0,3	0,333	0	0	6,6	2,080	0	0
V. riparia	0	0	0,6	0,666	19,8	3,910	0,6	0,666
595 O.	0,3	0,333	6,3	1,746	12,3	3,160	7,6	2,413
18-402 S. V.	1	1,000	2	1,333	6,3	2,373	4	2,000
18-315 S. V.	2	1,333	7,6	2,413	25,5	4,990	12,3	3,160
23-18 S. V.	22,3	4,160	23	4,740	23,3	4,493	18	4,240
V. rupestris	13,3	3,493	28	5,240	43	6,470	12,3	3,160
V. vinifera	63	7,930	63	7,930	63	7,930	63	7,930
Moyennes	11,35	2,064	14,50	2,674	22,20	3,934	13,08	2,618

(1) A = Isolement dont la virulence paraissait plus faible dans la pépinière.
(2) B = Isolement dont la virulence paraissait plus élevée dans la pépinière.
(3) *x* = données exprimées avec l'échelle : 0-1-4-18-33-63.
(4) *y* = données transformées, exprimées avec l'échelle : 0-1-2-4,24-5,74-7,93.

L'ensemble des résultats détaillés obtenus pour les quatre isolements du champignon a été interprété comme une expérience de type factoriel (A. VESSEREAU, 1948). On peut en effet considérer que la notation de la résistance est influencée « factoriellement » par les isolements de *Plasmopara viticola* et par la résistance des hôtes différentiels.

L'analyse de la variance d'une telle expérience permet en particulier de tester statistiquement :

— l'effet principal « *isolement de Plasmopara* », c'est-à-dire permet de voir s'il y a des différences significatives de virulence entre les différents isolements ;

— l'interaction « *isolement de Plasmopara* × *hôte différentiel* », c'est-à-dire permet de voir si pour un ou plusieurs isolements des différences de virulence se manifestent de la même façon pour tous les hôtes.

Par un rapide examen on s'est rendu compte que la nouvelle échelle

de notation de la résistance et de la sensibilité utilisée : 0-1-4-18-33-63, n'est pas satisfaisante pour que l'on puisse effectuer correctement l'analyse de la variance des résultats d'une telle expérience (J. Arnoux, 1953). En effet, les variances des résultats d'inoculation de chaque hôte différentiel par chaque isolement de *Plasmopara viticola* varient considérablement selon la sensibilité de cet hôte. Par exemple, lors de l'inoculation de l'hôte différentiel 23-18 S. V. par l'isolement B de Quissac, on a obtenu la moyenne de sensibilité 23 avec une variance de 75. Par contre, lors de l'inoculation de l'hôte différentiel *V. riparia* par le même isolement, on a obtenu la moyenne 0,666 avec une variance de 0,333. En un mot, on a constaté que la variance augmente beaucoup avec la moyenne, alors que l'analyse de la variance exige la constance ou tout au moins la faible variation des variances.

La transformation obtenue en prenant la racine carrée des nombres 0-4-18-33-63, c'est-à-dire la nouvelle échelle 0-1-2-4,24-5,74-7,93, a permis d'éviter l'inconvénient précédent. Dans le cas des exemples ci-dessus, l'hôte différentiel 23-18 S. V. présente alors les caractéristiques suivantes : moyenne = 4,74 et variance = 0,75, tandis qu'à l'hôte différentiel *V. riparia* correspondent toujours une moyenne de 0,666 et une variance 0,333.

Les données initiales de l'expérience, exprimées dans l'échelle 0-1-4-18-33-63, ont permis d'obtenir après transformation, de nouvelles données dont les moyennes des notes des trois répétitions de l'inoculation de chaque hôte différentiel sont données dans le tableau IX (colonne *y*).

Les résultats de l'analyse de la variance des données transformées figurent dans le tableau X.

Tableau X

Analyse de la variance.

Origine de la variation	Somme des carrés	Degrés de liberté	Variance
Isolement de *Plasmopara*	50,424	3	16,808
Hôte différentiel	588,701	8	73,587
Interaction Isolement × hôte	46,546	24	1,939
Résiduelle (erreur)	101,644	72	1,411

En effectuant le rapport des variances et en consultant la table de Snedecor on constate qu'il y a des différences très significatives entre isolements de *Plasmopara viticola*. La plus petite différence significative entre les moyennes de deux isolements est de 0,104. La comparaison des moyennes du tableau IX, obtenues à partir des données transformées, montre que l'isolement du Fréchet est différent de tous les autres. Il y a de plus des différences significatives entre d'une part l'isolement A de Quissac et d'autre part l'isolement B de Quissac et l'isolement de Mont-

pellier. Ces deux derniers ne présentent pas de différences entre eux. L'interaction « isolement du champignon × hôte différentiel » n'est pas significative.

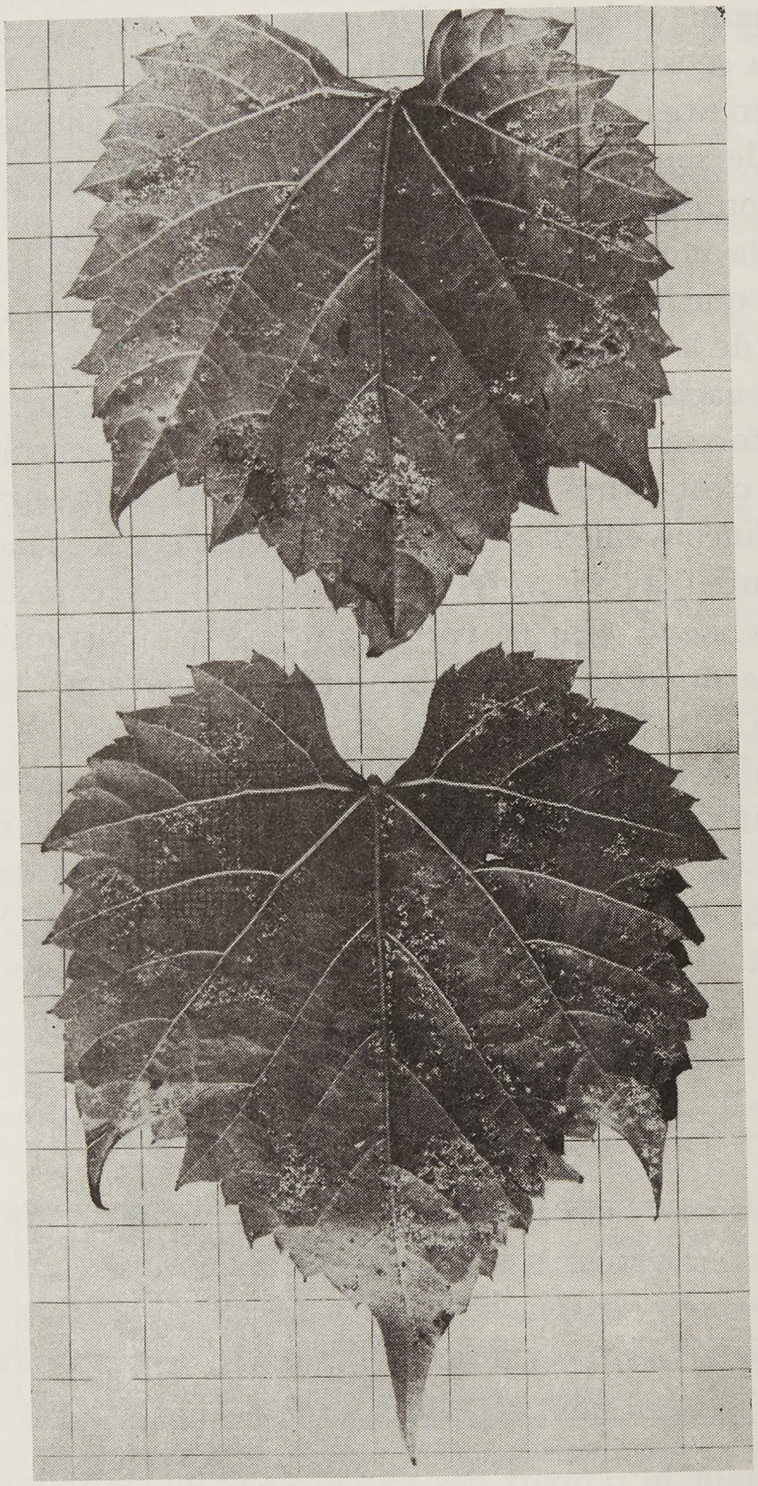


FIG. 82. — Feuilles de *V. riparia* var. Gloire de Montpellier inoculées en boîte de Pétri par le *P. viticola* provenant du Fréchet. Remarquer l'émission de sporangiophores qui habituellement est nettement moins importante sur cette espèce.

On peut donc dire que :

1° Le mildiou provenant du Fréchet est nettement plus virulent que celui provenant des autres lieux. L'accroissement de virulence se produit sur tous les hôtes dont la résistance au mildiou est déterminée par la

même cause. Il est surtout très marqué pour *V. rubra*, *V. riparia* (fig. 82), 18-315 S. V. et *V. rupestris* (fig. 83).

2° Il y a des différences de virulence entre les deux isolements de Quissac dans le même sens que ce qui avait été constaté dans la pépinière. Ces différences sont observées, comme dans le cas précédent, sur tous les hôtes dont la résistance au mildiou est déterminée par la même cause.

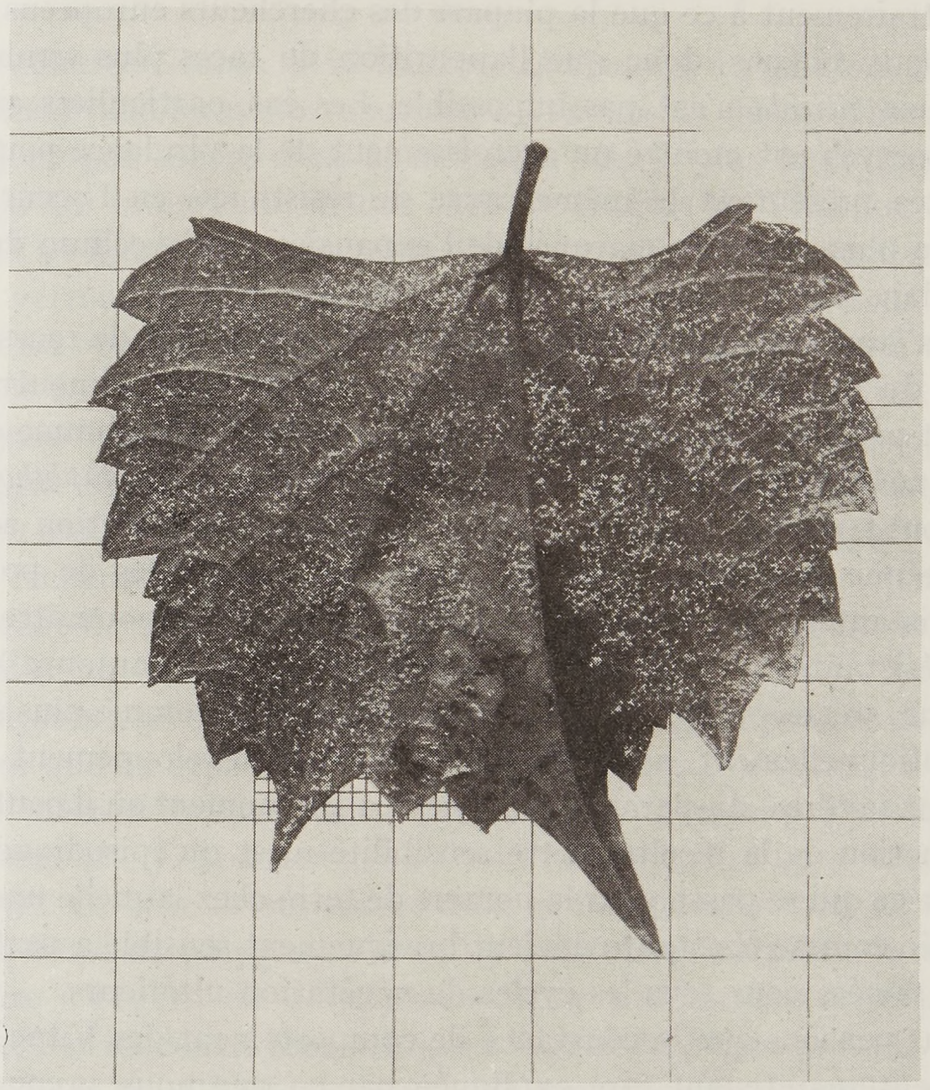


Fig. 83. — Feuille de *V. rupestris* var. du Lot inoculée en boîte de Pétri par le *P. viticola* provenant du Fréchet. Remarquer l'émission de sporangiophores qui habituellement est moins importante sur cette espèce.

Le plus virulent des isolements de Quissac n'est cependant pas différent de l'isolement de *Plasmopara viticola* de Montpellier.

Nous n'avons jamais constaté de changement de réceptivité de la part de *V. rotundifolia* à l'égard des différents isolements, en particulier à l'égard de celui du Fréchet qui, comme tous les autres, n'a pas été capable de former des sporangiophores sur les feuilles de cette espèce.

D'après toutes ces observations, nous pensons que dans le cas du *Plasmopara viticola* provenant du Fréchet et dans le cas d'un des isolements de Quissac on peut faire l'hypothèse de races physiologiques qui

seraient du type « pathic » défini par WAGGONER et WALLIN (1952). Ces races se distingueraient par la capacité de développement du mycélium dans les tissus des plantes chez lesquelles le champignon peut former des sporangiophores.

d) **Conclusion.**

Contrairement à ce que la plupart des chercheurs européens avaient trouvé nous voyons donc que l'apparition de races plus virulentes de *Plasmopara viticola* n'est pas impossible. Les cas particuliers que nous avons observés ont montré un accroissement de la virulence pour toutes les plantes présentant la même cause de résistance, en l'occurrence la limitation plus ou moins marquée de l'expansion du mycélium du champignon dans les feuilles.

On s'étonne fréquemment que ce fait de l'existence de races physiologiques du mildiou de la vigne ne soit pas aussi bien démontré que ce qu'il l'est pour les races physiologiques du mildiou de la pomme de terre. On sait que l'apparition constante de races nouvelles de *Phytophthora infestans* (Mont.) de By. annule l'effet des travaux de sélection au fur et à mesure que l'on met en culture des variétés nouvelles de pomme de terre résistantes. Contrairement à cela, il faut bien reconnaître que les vignes résistantes au mildiou le sont toujours autant aujourd'hui qu'il y a 20 ans, 50 ans ou plus. Elles ne sont considérées comme plus sensibles qu'exceptionnellement, au cours d'années où le développement considérablement favorisé du parasite intervient à un moment où il peut amener la destruction de la récolte. Cette sensibilité n'est qu'épisodique, à l'encontre de ce qui se passe pour la pomme de terre chez laquelle une variété considérée comme résistante devient brusquement sensible à partir d'une certaine année, pour tous les cycles de végétation ultérieurs.

Nous pensons que la constance de comportement des Vitacées résistantes peut maintenant être expliquée par ce que nous savons sur les causes de la résistance au mildiou et ce que nous allons apprendre sur leur mode de transmission héréditaire.

Une de ces principales causes de la résistance au mildiou est constituée par la nécrose du mycélium émis par la zoospore qui se produit en même temps que la nécrose du stomate de l'hôte. Le conditionnement génétique de cette cause est probablement très simple. Par conséquent, il n'est pas interdit de penser qu'une mutation singulière se produisant chez le champignon puisse être la cause de l'apparition d'une nouvelle race, dont le mycélium émis par les zoospores ne serait plus tué en même temps que se produit la nécrose stomatique.

On peut en quelque sorte rapprocher ce type de race physiologique de celui des races de *Phytophthora infestans* auxquelles la pomme de terre

oppose une résistance par hypersensibilité qui est sous la dépendance de quatre gènes majeurs (H. J. Toxopeus, 1956 — P. Madec, P. Perennec, R. Laissus, 1957). Mais à la différence de ce qui se passe pour la pomme de terre, les vignes qui présentent le type de résistance due à la nécrose du mycélium peu après sa pénétration dans l'hôte ne sont cultivées dans nos régions que dans quelques rares serres dans des conditions où le mildiou ne peut se développer et par conséquent produire de nouvelles races.

La deuxième cause de résistance des Vitacées au mildiou, c'est-à-dire l'opposition plus ou moins marquée à l'expansion du mycélium dans les tissus, joue par contre dans la nature le rôle le plus important puisque c'est elle qui intervient surtout chez les espèces de Vitacées, les porte-greffes et les hybrides producteurs. Cette cause de la résistance est, comme nous le verrons dans la deuxième partie de notre travail, sous la dépendance d'un nombre de gènes de la plante probablement élevé, dont chacun a une action assez faible et cumulative avec celle des autres. Si chez le *Plasmopara viticola*, il se produit une mutation ayant un rapport avec un tel gène commandant la résistance de la plante, l'influence de cette mutation n'est pas suffisante pour qu'il apparaisse par exemple un accroissement facilement perceptible du pouvoir pathogène du champignon. Donc l'effet de telles mutations est peu important du point de vue pratique, tout au moins immédiatement.

Toujours par comparaison avec le mildiou de la pomme de terre, on peut dire que ce type de résistance des Vitacées se rapproche dans une certaine mesure de la « résistance partielle au champ » présentée par cette plante (H. J. Toxopeus, 1956 — P. Madec, P. Perennec, R. Laissus, 1957). Ce type de résistance de la pomme de terre est en effet sous la dépendance de polygènes, mais les possibilités maxima de résistance qu'il offre à l'égard du *Phytophthora* sont très nettement inférieures à celles que l'on rencontre chez la vigne à l'égard du *Plasmopara*. H. J. Toxopeus (1956) a signalé que dans ce cas l'apparition de nouvelles races de mildiou de la pomme de terre ne peut faire sentir son influence qu'au bout d'une très longue période de temps.

Nous voyons donc qu'en examinant le problème des races physiologiques de *Plasmopara viticola* dans le contexte général de la résistance des Vitacées à ce champignon, on s'explique pourquoi il n'apparaît pas fréquemment des races nettement caractérisées qui mettent sérieusement en défaut la résistance des plantes. On peut par conséquent penser, que si des variétés intéressantes sont obtenues au cours de travaux d'amélioration de la résistance des vignes cultivées, basés sur la mise en œuvre de la cause limitant l'expansion du mycélium dans les tissus, la résistance de ces variétés ne sera pas brutalement diminuée comme cela se produit au cours des travaux de sélection intéressant d'autres plantes.

DEUXIÈME PARTIE

ÉTUDE DU MODE DE TRANSMISSION HÉRÉDITAIRE DES PRINCIPALES CAUSES DE LA RÉSISTANCE DES VITACÉES AU PLASMOPARA VITICOLA

INTRODUCTION

Les recherches sur la transmission héréditaire des causes de la résistance des Vitacées au *Plasmopara viticola* sont très importantes parce qu'elles fournissent des bases à partir desquelles les travaux d'amélioration de la résistance au mildiou des vignes cultivées peuvent être rationnellement entrepris ou poursuivis.

Peu de recherches fondamentales ont été faites sur la transmission héréditaire des causes de la résistance, la plupart des travaux relatifs à ce sujet ayant eu pour préoccupation essentielle l'obtention de plantes résistantes à intérêt agronomique.

On peut dire que seul B. Husfeld (1933, 1949) a abordé l'étude de la question qui nous intéresse maintenant. Ses observations ont surtout porté sur la transmission héréditaire des causes de la résistance, considérées en bloc, de *Vitis riparia* et de *Vitis rupestris*, lors de croisements avec l'espèce sensible *Vitis vinifera*. Après l'étude de générations F_2, F_3 et de croisements de retour, Husfeld avait conclu à une hérédité polyfactorielle de l'ensemble des causes de la résistance intervenant chez ces espèces.

En ce qui nous concerne, nous avons pu étudier le mode de transmission héréditaire des causes de résistance au mildiou d'une façon convenable parce que, dans la première partie de notre travail, nous les avons précisées et parce que nous avons aussi déterminé les conditions dans lesquelles on peut observer leur manifestation indépendamment les unes des autres et indépendamment de l'influence des facteurs du milieu et de la physiologie de l'hôte.

Les causes de la résistance que nous avons étudiées dans la première partie sont en quelque sorte de deux types : il y a celles dont l'intervention est temporaire et celles dont l'intervention est permanente. Ces dernières

sont évidemment les plus importantes. Parmi elles, seules celle qui est à l'origine de la nécrose du mycélium dans le stomate et celle qui est à l'origine de la limitation de l'expansion du mycélium dans les tissus méritent une étude génétique détaillée.

Avant de donner les résultats de ces études, nous commencerons par exposer les techniques que nous avons utilisées dans ces recherches.

CHAPITRE PREMIER

TECHNIQUES ET MÉTHODES UTILISÉES DANS L'ÉTUDE DE LA TRANSMISSION HÉRÉDITAIRE DES CAUSES DE LA RÉSISTANCE AU MILDIOU

L'étude de la transmission héréditaire des causes de la résistance au mildiou nécessite l'obtention de descendances sexuées dont les individus qui les constituent doivent être testés quant à leur résistance au mildiou dans des conditions bien déterminées.

Nous allons envisager successivement les techniques et les méthodes que nous avons mises en œuvre pour la réalisation de ces travaux.

I. — TECHNIQUES D'OBTENTION DES PÉPINS

A. — Techniques de croisement.

a) Castration.

Certaines espèces de Vitacées sont à fleurs fonctionnellement mâles, d'autres sont à fleurs femelles ; la plus grande partie des variétés des espèces cultivées sont à fleurs hermaphrodites. Dans ce dernier cas la suppression des étamines doit être effectuée avant l'anthèse. Nous avons toujours pratiqué la castration 5 jours au moins avant la floraison des premières fleurs de la grappe. Cette opération est effectuée avec des pinces spéciales à mors aplatis, sur le maximum de fleurs par grappes.

Les grappes castrées sont ensuite placées dans des sacs de papier « sulfite » dont l'ouverture est repliée soigneusement autour du pédoncule de la grappe (ou du rameau qui porte celle-ci) et fixée par une attache du type « trombone ».

Lorsqu'on a affaire à des plantes à fleurs femelles il suffit d'ensacher les grappes sur lesquelles on pratiquera le croisement 7 à 8 jours au moins avant le début de la floraison.

b) Hybridation.

1° Récolte du pollen

Nous effectuons la récolte du pollen de deux façons. Dans un premier procédé nous secouons des grappes en cours de floraison dans des bocaux de verre ou de matière plastique qui peuvent se fermer hermétiquement. Des grains de pollen se fixent sur les parois du bocal tandis

que des étamines et des pétales tombent au fond. A l'aide d'une passoire métallique, flambée avant chaque opération, on tamise le tout de façon à ne conserver que les anthères qui sont reversées dans le bocal où on les avait collectées. Ce bocal ouvert est alors placé dans un exsiccateur contenant du chlorure de calcium ou, ce qui nous a paru supérieur pour la conservation du pollen, contenant du chlorure de magnésium. On peut également se contenter de fermer hermétiquement le bocal après y avoir introduit une coupelle de produit desséchant. Les bocaux ou les exsiccateurs sont placés à l'obscurité dans une enceinte à température peu élevée : 0 à 10°. A la température de 20° et en présence de chlorure de magnésium, nous avons cependant réussi à conserver une bonne faculté germinative aux grains de pollen pendant quinze jours environ.

Pour récolter du pollen on peut également prélever des grappes en floraison, les laisser flétrir pendant quelques heures, et les froisser entre les mains de façon à provoquer l'ouverture des fleurs et le détachement des étamines. On tamise ensuite de façon à ne conserver que les anthères que l'on place en couche mince dans un exsiccateur. Ce procédé permet d'obtenir du pollen dont la faculté germinative est généralement plus faible que dans le cas précédent. Cette méthode nous a cependant rendu dans certains cas d'appréciables services, notamment lorsque le géniteur mâle se trouvait dans une région éloignée de celle où était le géniteur femelle.

2° Réalisation de l'hybridation

Dès que des stigmates sont réceptifs, c'est-à-dire quand ils présentent une gouttelette de suc, on pollinise à l'aide d'un pinceau. L'opération effectuée de bonne heure le matin est répétée tous les jours tant qu'il y a des stigmates réceptifs sur la grappe.

B. — Technique d'autofécondation.

La plupart des générations F_2 ou F_n et les I_1 ou I_n ont été obtenues par autofécondation du matériel intéressé. Pour cela on ensache huit à quinze jours avant le début de la floraison les grappes à autoféconder dans des sacs de papier « sulfite » que l'on ferme soigneusement avec une attache du type « trombone ».

II. — TECHNIQUES DES SEMIS ET DE CULTURE DES PLANTS DE SEMIS

A. — Semis.

a) Conservation des pépins.

Jusqu'au moment de leur mise en stratification les pépins sont conservés dans les baies.

b) Stratification.

Les pépins subissent toujours une stratification dans du sable grossier humide. Celle-ci permet en effet d'obtenir une levée plus rapide et plus importante des plantules. Cette stratification est effectuée en plein air de décembre à fin février pour les pépins semés en mars, et à + 5° pendant au moins trois mois pour les pépins semés ultérieurement au cours de l'année.

c) Semis.

Les pépins qui ont été mis en stratification sont semés quand, par suite de leur gonflement, leurs téguments commencent à éclater. Les pépins stratifiés en plein air sont à ce stade de germination dans la deuxième quinzaine du mois de mars environ. A partir de ce moment on peut d'ailleurs stopper leur développement pendant au moins deux à trois mois, en plaçant les récipients de stratification à une température inférieure à 10° et en maintenant une humidité qui ne doit jamais être excessive.

Au cours de nos recherches les semis ont été effectués parfois en plein champ, mais la plupart du temps en serre. En plein champ les pépins sont semés dans des sillons remplis de terre de bruyère. En serre les semis sont effectués en terrines dans de la terre de bruyère très légère ou bien directement dans des couches de terre de bruyère de quinze centimètres de profondeur, les trois ou quatre centimètres supérieurs étant constitués par de la terre de bruyère plus légère que le restant de la couche.

B. — Culture des plants issus de semis.

Lorsque les semis sont effectués en terrines, les plants sont repiqués dès le stade cotylédonaire dans des pots de six centimètres de diamètre, puis au stade 3-4 feuilles dans des pots de 10 à 12 centimètres de diamètre.

Le milieu de culture est constitué par un mélange de terres de bruyère que l'on arrose immédiatement après le premier repiquage et de temps en temps par la suite, avec une solution nutritive du type solution de Knop.

Lorsque les plants sont semés en couche ils ne sont pas repiqués et reçoivent dès leur levée des arrosages avec la solution nutritive.

Les semis effectués en pleine terre reçoivent du nitrate de potassium au cours de l'irrigation de la pépinière.

III. — TECHNIQUES D'INOCULATION DES PLANTS DE SEMIS PAR LE MILDIOU

Au cours de nos recherches il nous a fallu inoculer des plants de semis cultivés dans différentes conditions de milieu :

— en plein champ : plants établis en collection ou en pépinière ;

— en serre.

Pour permettre une étude génétique précise des causes de la résistance, la technique d'inoculation de ces plants de semis devait obligatoirement satisfaire les trois conditions suivantes :

— les causes de la résistance interviennent dans les mêmes conditions de milieu pour tous les plants ;

— la manifestation de chacune d'elles peut être notée indépendamment de la manifestation des autres et cela facilement durant un laps de temps suffisant ;

— la technique est telle qu'on soit à l'abri de l'intervention de causes accidentelles de résistance, en particulier la dessiccation des tissus infectés lors des abaissements d'état hygrométrique de l'air.

Seule la technique d'inoculation de feuilles détachées des plantes et isolées en survie en boîte de Pétri pouvait convenir. On peut en effet réaliser ainsi des conditions constantes d'infection tout au long de l'année. On peut noter indépendamment la nécrose des stomates de l'hôte et l'importance de l'émission des sporangiophores, cela dans des conditions de travail commodes puisque l'infection se déroule en laboratoire. Enfin, l'état hygrométrique élevé qui règne dans ces boîtes permet d'éviter la dessiccation des tissus infectés ce qui occasionnerait l'arrêt prématuré de l'infection et gênerait pour l'observation des nécroses péristomatiques de l'hôte.

Lorsqu'on désire inoculer les plants de semis d'une descendance donnée, selon cette technique, on prélève sur chacun des plants une feuille d'âge comparable. On place rapidement chaque feuille dans une boîte de Pétri dont le couvercle renferme une rondelle de papier Chardin humidifiée toutes les vingt-quatre ou quarante-huit heures.

Pour préparer la source de sporanges servant d'inoculum, on place des feuilles présentant des taches de mildiou dont les sporangiophores ne sont pas sortis, pendant une nuit dans un voile de polyéthylène sur lequel on a préalablement pulvérisé de l'eau bidistillée. Ensuite, au plus tôt une heure avant l'inoculation, on recueille les sporanges en lavant la face inférieure des feuilles avec un pulvérisateur.

Nous avons essayé deux procédés d'inoculation :

— inoculation pratiquée en déposant quatre gouttes d'une sus-

pension très concentrée de sporanges sur 4 parties bien déterminées du limbe ;

— inoculation généralisée de la feuille à l'aide d'un pulvérisateur.

Dans ces essais préliminaires c'est le dernier procédé qui nous a donné le plus satisfaction parce qu'il permet une notation plus rapide et plus sûre de la résistance.

Après la pulvérisation des sporanges sur la face inférieure des feuilles, on ferme les boîtes qu'on met à plat dans une enceinte où la température est de 20° à 21°. Au bout de 12 heures on secoue les feuilles pour évacuer l'eau d'inoculation. Pour chaque série de feuilles à infecter on effectue deux inoculations à 24 heures d'intervalle. Après la dernière inoculation on met les boîtes de Pétri dans une enceinte à 25°. De cette façon, à partir du deuxième jour suivant la dernière inoculation on peut noter les nécroses stomatiques, et à partir du septième jour on peut évaluer l'importance de la sortie des sporangiophores.

Au début de ces inoculations de descendances nous nous sommes posé le problème du choix de la feuille à infecter pour chaque plant de semis. Pour un plant donné, la physiologie et la constitution anatomique des feuilles étant variables selon leur rang sur le rameau de ce plant, et ces différences pouvant avoir des conséquences sur la manifestation de la résistance ou de la sensibilité au mildiou, il fallait donc choisir une feuille de rang identique ou très voisin pour tous les plants. Il fallait aussi que la feuille choisie soit celle qui manifeste la plus grande sensibilité sur le plant. Afin de déterminer exactement quelle feuille on devait prélever sur chaque plant de semis nous avons fait sur plusieurs clones une étude de la fluctuation de la manifestation de la résistance au mildiou selon le rang de la feuille. Pour cela nous avons inoculé (12 juin) en boîte de Pétri, tout ou partie des feuilles de plants de semis cultivés dans des pots en serre, et des feuilles de rameaux de plantes établies en plein champ. Chaque feuille a été caractérisée par son *rang compté à partir du bourgeonnement*. Après la fin de l'infection nous avons noté pour chacune d'elles :

— l'intensité de la réaction nécrotique aux stomates ;

— la densité d'émission des sporangiophores d'après l'échelle allant de O à V définie dans le paragraphe suivant où est indiquée la technique de notation de la résistance au mildiou.

Les résultats sont donnés dans le tableau XI.

On constate qu'en ce qui concerne l'intensité de la réaction nécrotique au stomate la fluctuation est pratiquement négligeable. Par contre, la densité des sporangiophores émis paraît plus influencée par le rang de la feuille.

L'examen du tableau XI montre que c'est la feuille de rang 3 au-dessous du bourgeonnement qui présente le plus souvent la note la plus

élevée. Sur les feuilles plus jeunes les sporangiophores sont moins denses. De plus ces jeunes feuilles sont facilement envahies par des champignons qui entraînent leur mort avant que les sporangiophores de *Plasmopara* n'aient été émis. Sur les feuilles plus âgées de plantes sensibles les sporangiophores sont groupés en touffes, par suite de la limitation de l'expansion du mycélium par les nervures.

TABLEAU XI

Fluctuation de la manifestation de la résistance au mildiou sur des feuilles de rang différent.

Clone		Rang de la feuille									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
V. riparia var. Gloire de Montpellier (plein champ).	N	+++	+++	++	+++		++	++		+++	
	C	O	O	I	I		I	O		I	
595 Oberlin (plein champ).	N	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++			
	C	O	II	II	I	I	O	O			
Baco 1 (plein champ).	N	+++	+++	+++	+++	+++					
	C	IV	III	IV	III	IV					
Clone issu de l'autofécondation de Baco 1 (Vinifera-Riparia) (serre).	N	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++	+++
	C	IV	V	V	IV	V	IV	III	III	III	III
Clone issu de l'autofécondation de Baco 1 (Vinifera-Riparia) (serre).	N	+	+++	+++	+++	+++	+++	+++			
	C	O	III	IV	III	II	III	III			
Clone issu de l'autofécondation de 43 G (Vinifera-Riparia) (serre).	N	+++	+++	+	++	+++	++	+	+		
	C	V	V	V	IV	III	III	III	III		
Clone issu de l'autofécondation de 43 G (Vinifera-Riparia) (serre).	N	+++	++	+	++	+	+				
	C	IV	III	IV	III	III	II				

N = notation de l'intensité d'apparition des nécroses stomatiques.
C = notation de l'intensité de l'émission des sporangiophores.

C'est donc la feuille de rang 3 au-dessous du bourgeonnement que nous avons prélevée sur chaque plant de semis.

IV. — MÉTHODE DE NOTATION DE LA RÉSISTANCE DES PLANTS DE SEMIS

A partir du troisième jour après la première inoculation, les feuilles isolées en survie en boîte de Pétri étaient examinées à l'œil nu ou à la loupe binoculaire pour noter la présence ou l'absence de réactions nécrotiques aux stomates.

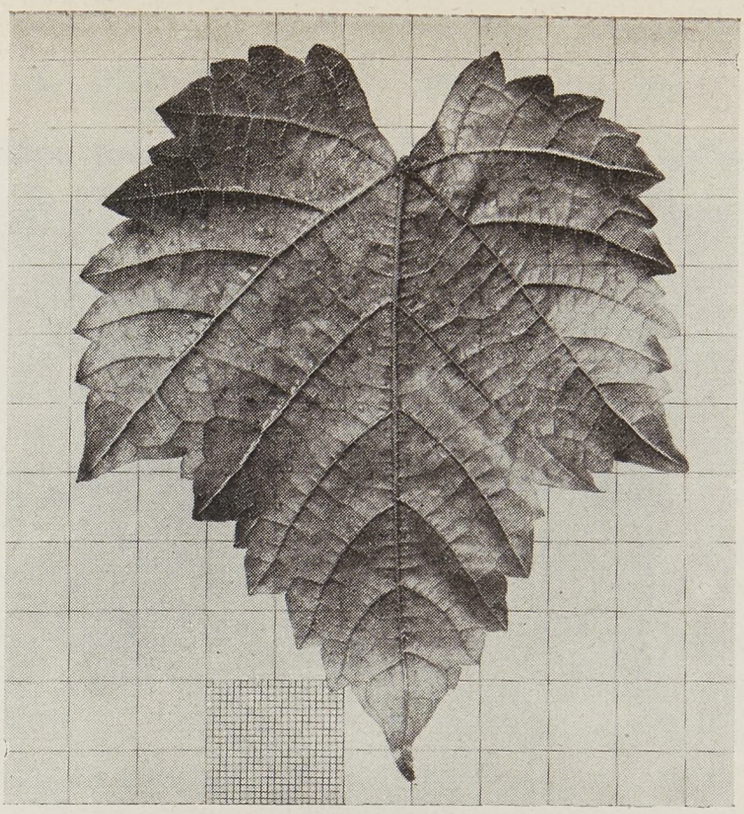


FIG. 84. — Classe I.

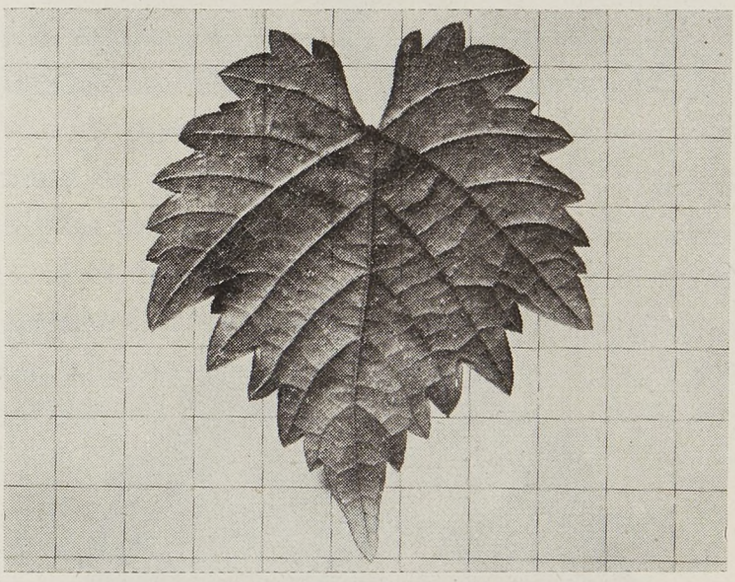


FIG. 85. — Classe II.

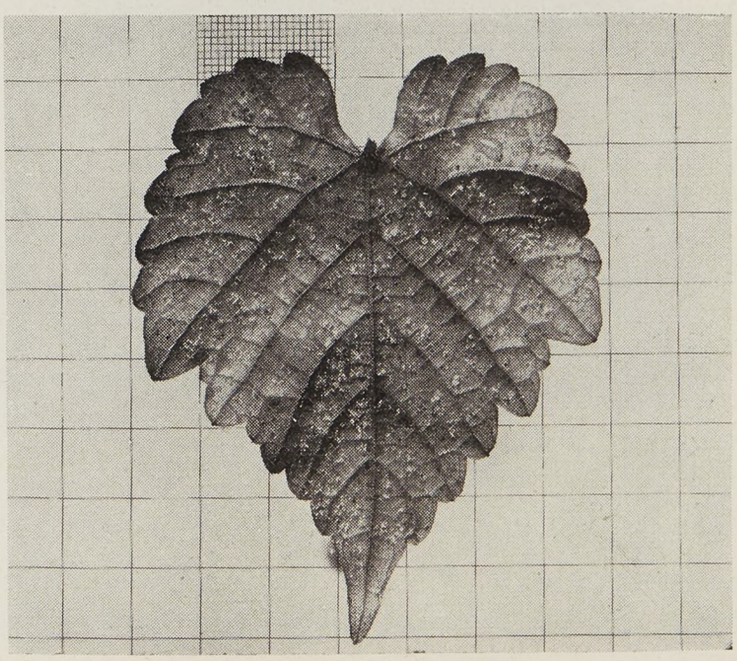


FIG. 86. — Classe III.

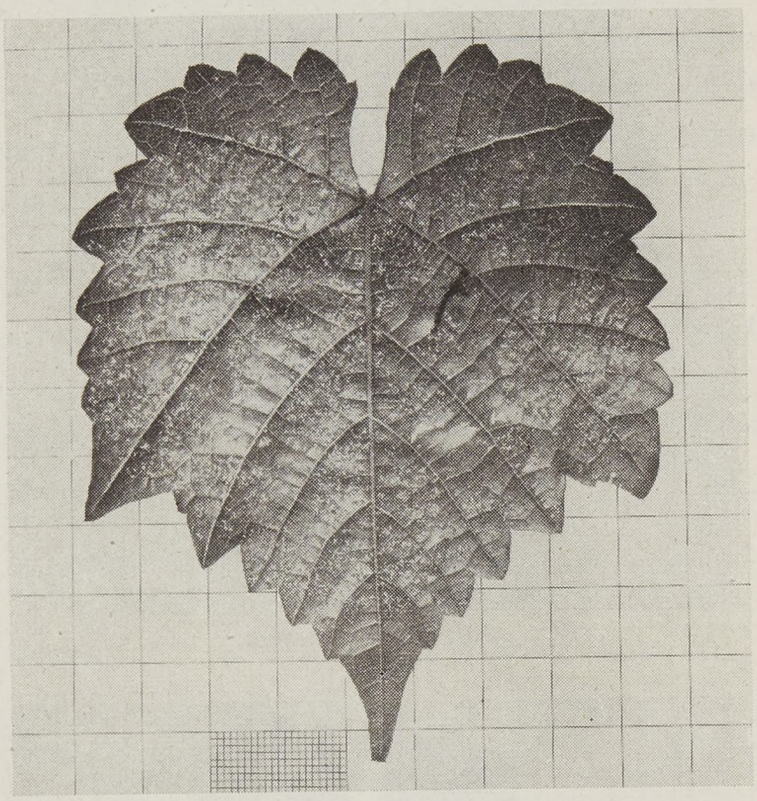


FIG. 87. — Classe IV.

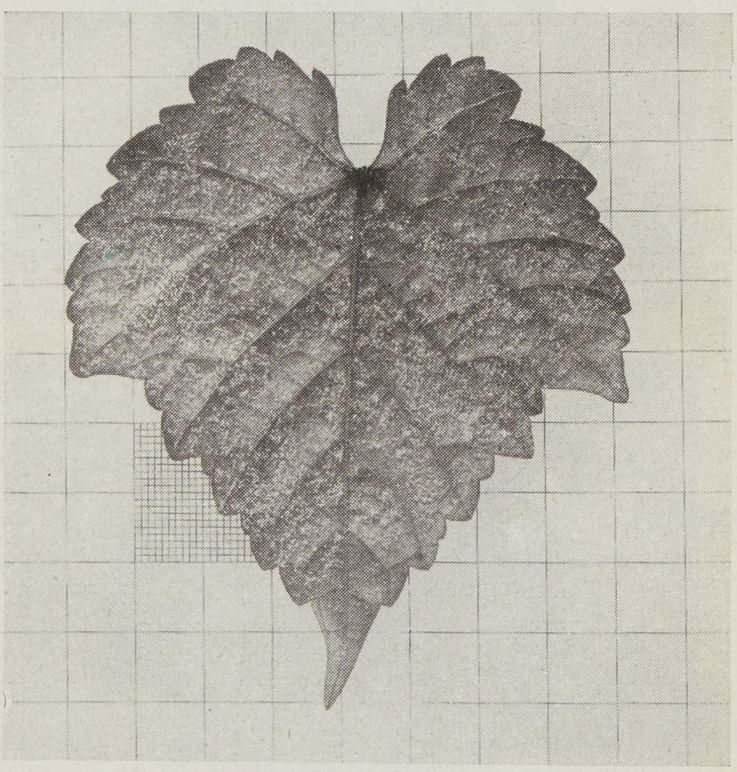


FIG. 88. — Classe V.

Le septième jour après le premier jour d'inoculation on évaluait l'importance de l'émission des sporangiophores d'après les degrés suivants :

Classe O : Aucun sporangiophore n'est émis.

Classe I : Il apparaît des sporangiophores très rares, peu développés, invisibles ou à peine visibles à l'œil nu (fig. 84).

Classe II : Les sporangiophores sont émis par petites touffes peu nombreuses (fig. 85).

Classe III : Les sporangiophores sont émis par touffes importantes (fig. 86).

Classe IV : L'émission de sporangiophores est généralisée sur toute la feuille mais leur densité est moindre que dans la classe suivante (fig. 87).

Classe V : La sortie de sporangiophores est très importante sur toute la surface de la feuille (fig. 88).

Les classes I, II, III, IV, V, de cette échelle de notation correspondent exactement aux classes de l'échelle de résistance définie dans le chapitre IV de la première partie de notre travail. Par contre la classe O de l'échelle ci-dessus ne correspond pas toujours à la classe O de l'échelle du chapitre IV. Les plantes appartenant à la classe O de cette dernière ne forment jamais de sporangiophores au cours d'inoculations répétées, tandis que des plantes notées O d'après l'échelle que nous venons de définir peuvent, si on les infecte à nouveau, émettre quelques sporangiophores et être notées I. Donc, pour certaines descendances que nous étudierons plus loin, l'apparition de plantes notés O ne devra être considérée que comme une flucuation du type de résistance noté I.

CHAPITRE II

CARACTÉRISTIQUES GÉNÉTIQUES DU MATÉRIEL UTILISÉ

Nous allons donner quelques indications concernant tout d'abord les caractéristiques génétiques des unités végétales que nous avons mises en œuvre dans notre étude sur le mode de transmission héréditaire des causes de la résistance des Vitacées au *Plasmopara viticola*. Ensuite, nous envisagerons plus spécialement des caractéristiques pour lesquelles nous avons pu faire des observations assez détaillées au cours de nos recherches et qui ont une certaine importance pour les travaux de génétique concernant la résistance au mildiou.

I. — LES UNITÉS DE TRAVAIL

A. — Le genre.

Du point de vue du généticien, les genres de Vitacées sont surtout caractérisés par l'impossibilité qu'il y a de les croiser entre eux, par suite des différences de garniture chromosomique qui existent dans cette famille. C'est ainsi que les croisements entre *Vitis vinifera* (2 n = 38) et diverses variétés d'*Ampelopsis* (2 n = 40) ou de *Parthenocissus* (2 n = 40) ont toujours échoué les fois où ils ont été tentés.

Dans le genre *Vitis* qui est celui qui nous intéresse le plus, la section des *Muscadiniae* est à 2 n = 40 chromosomes alors que la section des *Euvites* qui comprend les Vitis d'origine américaine et l'espèce européenne *V. vinifera* est à 2 n = 38 chromosomes. Si dans tous les cas le croisement entre plantes à 2 n = 38 réussit, il est au contraire très rare d'effectuer avec succès le croisement entre une plante à 2 n = 38 et une plante à 2 n = 40. Cependant, on a pu obtenir aux U. S. A. (H. P. OLMO, 1954) des F_1 de croisements entre *V. vinifera* (2 n = 38) et *V. rotundifolia* (2 n = 40), *V. vinifera* étant pris comme géniteur femelle. Ces hybrides présentent une stérilité chromosomique qui empêche l'obtention par leur autofécondation, ou par croisement entre frères et sœurs, d'individus F_2. On peut rendre ces hybrides fertiles, c'est-à-dire leur faire produire des pépins susceptibles de germer, en les rendant polyploïdes par traitement à la colchicine.

HUSFELD (1949) a prétendu avoir trouvé *V. riparia* var. Colorado

et un *V. vinifera* issu d'une autofécondation de Riesling, dont le nombre de chromosomes est de 2 n = 40. Cet auteur a pensé que ces clones pourraient être intéressants pour effectuer plus facilement des croisements avec *V. rotundifolia*. Cela ne semble pas possible d'après ce qu'il ressort du travail de cytologie d'Olmo sur les hybrides Vinifera × Rotundifolia. En effet, lors de la méiose de tels hybrides il apparaît 13 bivalents, ce qui a permis de penser que *V. rotundifolia* était un polyploïde présentant les génomes suivants :

A (7 chromosomes) + B (6 chromosomes) + C (7 chromosomes), tandis que *V. vinifera* avait les génomes :

A' (7 chromosomes) + B' (6 chromosomes) + D (6 chromosomes).

Dans les travaux de recherche concernant le mode de transmission héréditaire des causes de la résistance on ne peut donc envisager que des croisements intragénériques.

B. — L'espèce et la variété.

Dans les collections que nous avons à notre disposition l'espèce représente suivant les cas un groupe d'individus plus ou moins différents les uns des autres du point de vue génétique, individus que l'on dénomme couramment *variétés*.

Les espèces résistantes au mildiou, c'est-à-dire des plantes introduites depuis peu sur notre continent, sont en général dans ces collections des groupes très homogènes du point du vue morphologique et du point de vue physiologique. Ces plantes ont été en effet introduites au départ en très petite quantité : quelques graines ou quelques boutures. Certaines sont d'ailleurs demeurées au stade de quelques exemplaires, ce sont celles qui se trouvent uniquement en collection comme par exemple, parmi les espèces d'origine américaine : *V. candicans*, *V. cinerea*, *V. rubra*, *V. aestivalis*, *V. Lincecumii*, *V. monticola* etc. D'autres, qui ont été considérablement multipliées par boutures (*clones*), sont restées très homogènes, tel est le cas de *V. riparia*. Il existe une variation un peu plus marquée chez des espèces comme *V. Berlandieri* et surtout *V. rupestris*.

Mais chez toutes ces espèces plus ou moins résistantes au mildiou, l'hétérogénéité morphologique et physiologique des variétés n'est en rien comparable à ce qu'elle est chez la vigne européenne très sensible *V. vinifera*.

Cette espèce est représentée dans les collections de Montpellier par un nombre très important de variétés, plusieurs milliers, que l'on distingue surtout par les caractères foliaires et par ceux des fruits. Ce sont là des clones cultivés qui, dans une aire géographique donnée, dérivent d'une origine commune : la vigne vivant à l'état sauvage (*lambrusque*), à la suite de mutations et de semis. C'est la raison pour laquelle l'examen

morphologique des variétés cohabitant dans une même région permet très souvent de les relier phylogéniquement les unes aux autres (L. Levadoux, 1951). Chacune de ces variétés, pour peu qu'elle soit cultivée, est une population de clones différant les uns des autres par quelques caractères morphologiques : villosité et découpure des feuilles, pigmentation des organes, dimensions des grappes et parfois par un caractère physiologique comme la vigueur. Mais tous ces clones ont un faciès général commun très net.

L'espèce européenne *V. vinifera*, à l'encontre de la plupart des espèces résistantes, est à fleurs physiologiquement hermaphrodites ce qui permet d'étudier par le moyen de l'autofécondation l'hétérogénéité génétique de ses variétés. A ce point de vue, on n'a d'ailleurs jusqu'à présent guère envisagé que des caractères morphologiques. Lorsqu'on autoféconde une variété de *V. vinifera* on constate que les descendants ont, en ce qui concerne le feuillage et le fruit, le même faciès que la plante mère. Certaines variétés comme le Chasselas et le Carignan se reproduisent même très fidèlement. Cependant, lors de l'autofécondation de certains cépages (variétés), il apparaît dans la descendance des types ressemblant à des variétés différentes de la mère. Ainsi, dans une autofécondation de Clairette nous avons vu apparaître quelques plantes ressemblant à l'Aspiran. Très souvent ce sont là des retours vers des types qui ont la même origine géographique que celui sur lequel on a pratiqué l'autofécondation. L. Levadoux (1956) signale qu'il peut également apparaître lors de certaines autofécondations, des types absolument différents à la fois de la plante mère et de ceux qui existent dans la zone d'origine de cette dernière. Tout cela dénote une hétérozygotie plus ou moins importante des variétés de vigne qui, si elle a été surtout constatée pour des caractères morphologiques simples ou complexes, peut également exister pour des caractères physiologiques comme par exemple la résistance et la sensibilité aux parasites. Nous devrons donc, lors de l'étude du mode de transmission héréditaire des causes de la résistance au mildiou, envisager chaque fois l'hétérogénéité génétique du matériel mis en œuvre dans les croisements. Pour les espèces monoïques on réalisera dans ce but des autofécondations et pour les espèces dioïques on réalisera des croisements intervariétaux.

II. — ÉTUDE DE CERTAINES CARACTÉRISTIQUES GÉNÉTIQUES

Nous voulons insister sur certaines caractéristiques génétiques comme le pourcentage de levée des plantules des espèces et des variétés de vigne, l'effet d'inbreeding et l'heterosis se manifestant sur les plants issus de semis, et le temps nécessaire pour la mise à fruit de ces derniers. En effet,

ces caractéristiques constituent souvent une gêne ou un obstacle dans les recherches fondamentales sur la transmission héréditaire des caractères des Vitacées en général, et des causes de la résistance au mildiou en particulier. Ce sont là les raisons pour lesquelles les travaux de génétique chez la vigne ne peuvent être aussi précis, aussi complets et aussi rapides que chez beaucoup d'autres plantes.

A. — Pourcentage de levée.

Lorsqu'on effectue des semis, un certain nombre de pépins ne donnent pas de plantules. Si la stérilité de ces pépins ne résulte que d'un phénomène physiologique sans aucune liaison avec la transmission héréditaire de certains caractères, elle n'est pas gênante pour les travaux de génétique. On ne peut en dire de même dans le cas contraire.

Nous allons examiner les causes qui influencent le pourcentage de levée des plantules lors des semis de pépins de vigne.

Les conditions dans lesquelles sont effectués les semis ont tout d'abord une très grande importance. On peut s'en rendre compte dans le tableau XII où figurent les pourcentages de levée obtenus en semant en plein champ et en serre, après et sans stratification, des pépins issus de l'autofécondation de *Vitis vinifera* var. Carignan noir.

Tableau XII

Pourcentages de levée observés pour des semis effectués dans diverses conditions.

	Plein champ	Serre
Sans stratification....	2	18
Après stratification...	7	25

Ce sont les semis effectués en serre, après stratification des pépins, qui présentent le pourcentage de levée le plus important.

Mais même dans les meilleures conditions de semis le pourcentage de levée varie encore selon que l'on a affaire à des autofécondations ou à des croisements, selon les espèces, les variétés et les hybrides intéressés, et pour un même clone selon les souches.

Dans le tableau XIII figurent les pourcentages de levée obtenus après semis en serre de pépins stratifiés, de diverses souches de clones de *V. vinifera* var. Chenin et Aleatico, sur lesquelles on avait pratiqué l'autofécondation de toutes les grappes. Les souches d'un même clone étaient cultivées côte à côte.

Tableau XIII

Pourcentage de levée des pépins issus de l'autofécondation de diverses souches de clones de V. vinifera.

Variété et clone	Souche	Nombre de pépins semés	% de levée
Chenin clone nº 029302	1	556	23,9
	3	947	14,4
	4	518	7,5
Chenin clone nº 029303	2	768	54,2
	3	965	24,3
Aleatico	2	573	11,3
	3	1.447	24,4

Tableau XIV

Pourcentage de levée des pépins issus de l'autofécondation de variétés de diverses espèces de Vitacées à fleurs hermaphrodites.

Espèce	Variété	% de levée
V. vinifera.	Chasselas à feuilles entières	21,8
	Chasselas à feuilles découpées	20,3
	Chasselas à feuilles laciniées	22,1
	Grenache noir	32,0
	Grenache gris	13,9
	Aramon noir	18,7
	Mourvèdre	28,1
	Cinsaut	11,6
	Muscat d'Alexandrie	30,6
	Peince	43,2
	Olivette noire	61,0
	Marsanne	75,0
V. Lincecumii.	Newmann	42,5
V. Labrusca.	Concord	38,2

Tableau XV

Pourcentage de levée des pépins issus de l'autofécondation d'hybrides interspécifiques.

Croisement d'où provient le clone	Désignation du clone	% de levée
V. vinifera × *V. riparia.*	595 O.	74,8
	Baco 1	44,8
	208 G.	84,6
	43 G	73,6
V. vinifera × *V. Berlandieri.*	Berlandieri Colombard nº 2	65,1
V. vinifera × *V. rupestris.*	1 202 C.	63,2
V. vinifera × *V. cordifolia.*	98-76 C.	80,8
V. vinifera × *V. Labrusca.*	Triumph	41,8
V. rupestris × *V. Berlandieri.*	20 029 Cl.	70,7
Hybride interspécifique complexe × *V. vinifera.*	207-86 G.	49,1
	261-12 G.	30,7

Les différences constatées sont considérables.

Dans le tableau XIV sont donnés les pourcentages de levée, après stratification, des pépins issus de l'autofécondation de variétés de diverses espèces de Vitacées à fleurs hermaphrodites.

A part quelques exceptions, chez ces espèces hermaphrodites le pourcentage de levée des pépins est assez faible.

Dans le tableau XV sont donnés les pourcentages de levée après stratification, de pépins issus de l'autofécondation d'hybrides interspécifiques simples et complexes.

En autofécondation, ces hybrides montrent un pourcentage de levée en général plus élevé que celui des variétés de *V. vinifera*.

Tableau XVI

Pourcentage de levée des pépins issus de croisements intraspécifiques.

Espèce	Variété ou clone	% de levée
V. vinifera.	Chenin clone :	
	N° 029303 × Chenin clone n° 029311	69,2
	N° 029310 × Chenin clone n° 029311	62,8
V. vinifera.	Marsanne × :	
	Muscat de Frontignan	87,4
	Chasselas	85,9
	Teinturier du Cher	70,5
	Aramon × Teinturier du Cher	61,2
	Bicane (1) × :	
	Muscat hâtif du Puy-de-Dôme	72,5
	Muscat d'Alexandrie	60,8
	Muscat de Frontignan	57,1
	Tounsi (1) × Sultanine	79,2
	Madeleine Angevine (1) × :	
	Madeleine Royale	5,2
	Poulsard	19,8
	Perle de Csaba	13,3
	Portugais bleu	8,9
	Aleatico	12,4
	Chaouch (1) × :	
	Perle de Csaba	0
	Italia	0
	Chasselas	0
	Muscat de Hambourg	0
	Muscat de Frontignan	1,6
V. riparia.	Riparia pubescent bleu × Riparia à bourgeons dorés	89,0
V. cordifolia.	Cordifolia n° 1 × Cordifolia mâle	87,4
V. Berlandieri.	Berlandieri Laffont n° 9 × Berlandieri 112 Malègue	81,8
V. rupestris.	Rupestris Blanc Tar. n° 1 × Rupestris du Lot.	81,2

(1) Variété à fleurs femelles.

Dans le tableau XVI figurent les pourcentages de levée, après stratification, des pépins obtenus lors de croisements intraspécifiques. Dans le cadre de *V. vinifera* les pourcentages de levée sont en général plus élevés

que ce qu'ils sont pour les autofécondations. Cependant il y a deux types d'exception à cette règle :

— d'une part la stérilité presque totale des pépins, que l'on rencontre chez un cépage comme le Chaouch, déjà signalée par H. P. Olmo (1935).

— d'autre part le faible pourcentage de levée tel qu'il apparaît chez la Madeleine Angevine.

Dans le cadre des espèces américaines à sexes séparés le pourcentage de levée est toujours élevé.

Tableau XVII

Pourcentage de levée de pépins issus de croisements interspécifiques.

Type de croisement	Variétés	% de levée
V. Berlandieri × *V. vinifera.*	Berlandieri Malègue nº 6 × Aparte probes	63,1
	Berlandieri Macquin nº 1 × Chasselas	62,3
V. vinifera × *V. rupestris.*	Chasselas × Rupestris du Lot	48,4
V. vinifera × *V. Arizonica.*	Chasselas × V. Arizonica	41,6
V. vinifera × *V. monticola.*	Grenache noir × Monticola nº 1	54,1
V. aestivalis × *V. vinifera*	A. Spaunhorst × Grenache noir	30,2
V. rupestris × *V. riparia.*	Rupestris Blanc Tar nº 1 × Riparia Gloire de Montpellier	85,4
V. vinifera × Hybride interspécifique.	57 Malègue × Chasselas	63,4
	23-18 S. V. × Gamay Fréau	8,7
	Grenache noir × 23-18 S. V.	17,2
	Carignan × 23-18 S. V.	23,5
	Aramon × 23-501 S. V.	59,3
	Grenache gris × 23-501 S. V.	35,2
Hybride interspécifique × Hybride interspécifique.	41 B. × 333 E. M.	46,1
	239-34 G. (12.401 S. V. × Aspiran) × 123-6 (Grenache × 18.315 S. V.)	64,7
	123-6 × 217-33 G. (13-669 S × Carignan)	82,9

Dans le tableau XVII nous donnons les pourcentages de levée après stratification des pépins obtenus lors de croisements entre deux variétés d'espèces différentes, lors de croisements entre une variété de *V. vinifera* et un hybride interspécifique, et enfin lors de croisements entre deux hybrides interspécifiques. Les pourcentages de levée obtenus sont très variables. Cependant, on constate que lors des croisements, le géniteur femelle donne des pépins qui en général germent mieux que les pépins qu'il produit lorsqu'on l'autoféconde. On voit très bien cela en comparant les pourcentages de levée des pépins issus des croisements où des variétés de *V. vinifera* entrent comme géniteur femelle, avec les pourcentages de levée des pépins issus de l'autofécondation de ces mêmes variétés (voir tableau XIV).

B. — Effet d'inbreeding et heterosis.

On sait que d'une façon générale, l'effet d'inbreeding se manifeste chez les descendants d'autofécondation et de croisement « frère × sœur ». Il se traduit par une diminution, par rapport aux plantes ayant donné les descendants, du poids des individus et de leur vitesse de croissance, ce

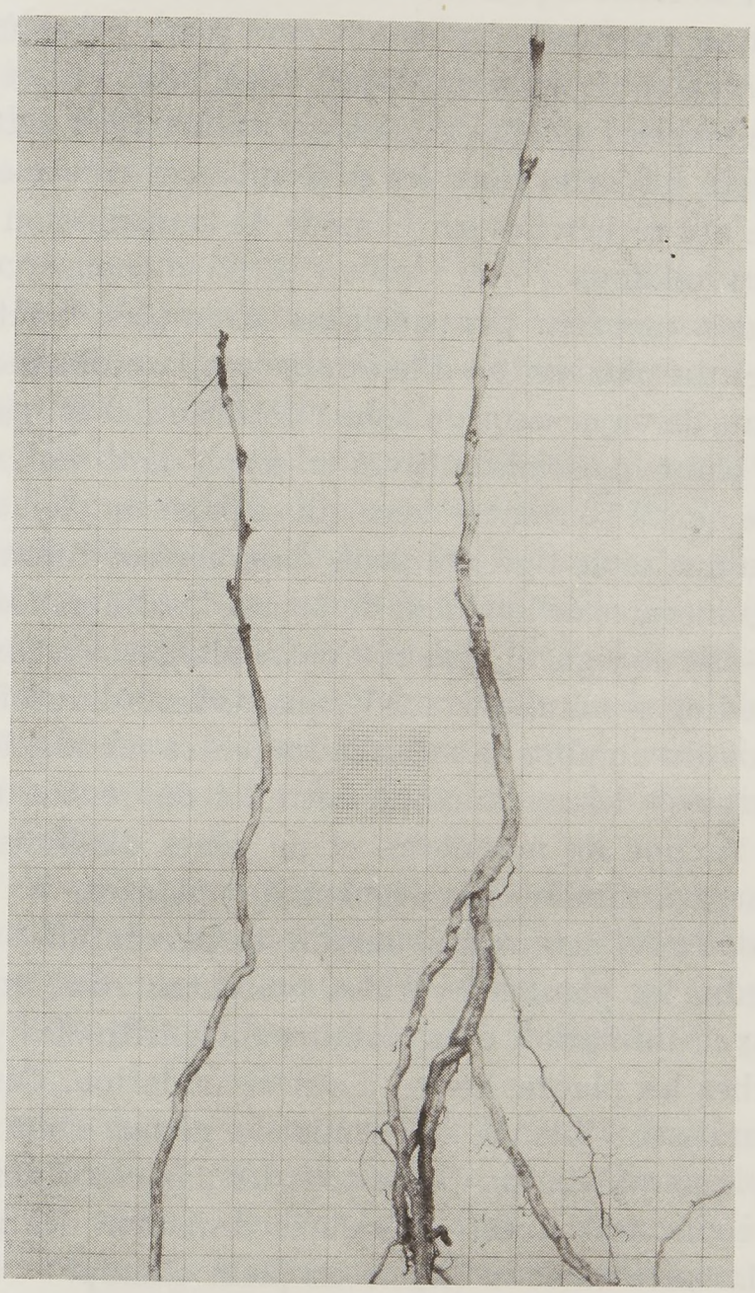


FIG. 89. — Plants de semis d'un an provenant de l'autofécondation de *V. vinifera* var. Mourvèdre. Remarquer la-faiblesse du plant de gauche qui présente un effet d'inbreeding très net.

qui a pour conséquence une réduction de leur rendement lorsqu'il s'agit de plantes cultivées. Au contraire, l'heterosis se manifeste chez les descendants de croisements par une valeur plus élevée des mêmes caractères que celle présentée par les parents.

Ces phénomènes ont une importance considérable dans les travaux de génétique et d'amélioration de nombreuses plantes cultivées.

Ils interviennent dans la famille des Vitacées où pourtant, jusqu'à présent, on n'a jamais attiré nettement l'attention sur eux.

L'effet d'inbreeding nous a gêné dans nos travaux de recherche sur le mode de transmission héréditaire des causes de la résistance au mildiou. En effet, par suite de ce phénomène on ne peut obtenir de générations ultérieures à partir de certaines plantes dont la croissance est très faible et qui meurent souvent à plus ou moins brève échéance. La faiblesse de certaines plantes constitue également une gêne considérable pour la détermination exacte de leur résistance au mildiou. Elles paraissent en général plus résistantes qu'elles ne sont en réalité. Pour cette raison, nous avons été obligés d'écarter dans les descendances certaines plantes trop faibles, lors de nos recherches sur le mode de transmission héréditaire de la résistance au mildiou.

Nous allons montrer par quelques exemples, l'action de l'effet d'inbreeding et du phénomène d'hétérosis sur la croissance de première année des plants de vigne issus de semis. Cette action est particulièrement visible sur les plants de semis cultivés en serre, dans des couches ou dans des pots, parce que, à l'encontre de ce qui se passe en plein air, ces plantes ne donnent qu'une seule tige. On peut, dans ces conditions, évaluer facilement par des mesures de longueur de pousse les différences de croissance totale, c'est-à-dire de vigueur, existant entre plantes. On constate alors que l'effet d'inbreeding se manifeste sur les plants issus d'autofécondation par une diminution du nombre de mérithalles (entre-nœuds) formés (fig. 89).

Dans certaines descendances, à cet effet dépressif sur la croissance se superpose l'action de mosaïques et de gènes d'albinisme qui contribuent également à diminuer la vigueur des plantes.

Le phénomène d'heterosis se manifeste par un effet contraire : lors des croisements, les plantes hybrides présentent une croissance totale importante avec formation d'un nombre de mérithalles plus grand que ce qu'il est chez les plantes issues d'autofécondation. Ces différences de vigueur apparaissent lorsque les semis de pépins sont effectués aussi bien en serre qu'en plein air. Dans tous les cas ces différences se maintiennent au cours des années ultérieures de la vie des plants de semis lorsque par la suite ils sont établis en plein champ.

Nous allons envisager la manifestation de ces deux phénomènes lors des autofécondations et des croisements effectués dans le cadre intraspécifique et dans le cadre interspécifique.

1° Cadre intraspécifique : Autofécondations de variétés et croisements intervariétaux

L'effet d'inbreeding apparaît nettement lors de l'autofécondation des variétés à fleurs hermaphrodites des espèces du genre *Vitis*. Nous l'avons constaté chez *V. Labrusca*, *V. Lincecumii* et chez *V. vinifera*.

Quand on autoféconde les variétés de *V. vinifera* que constituent nos vieux cépages indigènes, on s'aperçoit dès l'année du semis, que dans la descendance d'une variété donnée tous les plants sont très peu différents du point de vue des caractères ampélographiques du feuillage, mais que par contre ils diffèrent par l'importance de leur vigueur, en d'autres termes par l'importance de leur croissance totale. Ainsi on obtient des plants qui quelque temps après la germination des pépins se développent peu, restent rabougris et finissent même par mourir, alors que d'autres ont un développement plus important (fig. 89). Dans ces autofécondations un très petit nombre d'individus peuvent avoir une croissance aussi importante que celle montrée par la plus grande partie des hybrides intervariétaux F_1.

Dans les croisements entre variétés de *V. vinifera* les plants faibles sont beaucoup moins nombreux et les plants très vigoureux sont en plus grand nombre. Dans ces descendances la vigueur moyenne est supérieure à ce qu'elle est dans les autofécondations.

Pour fixer les idées, nous donnons dans le tableau XVIII la distribution selon la longueur de leur pousse aoûtée en fin de cycle végétatif de plants de semis établis dans des couches en serre. Ces plants sont issus d'autofécondations et de croisements de variétés de *V. vinifera* et d'autofécondations de variétés de *V. Lincecumii* et de *V. Labrusca*. Pour chaque descendance nous avons donné le pourcentage de levée des pépins afin que l'on puisse effectuer des comparaisons entre descendances dont la densité de plantation des individus dans la couche soit, sinon la même, du moins très voisine.

L'examen de ce tableau permet de faire les remarques suivantes :

Tout d'abord toutes les autofécondations des différents clones [1] de la variété Chenin présentent dans leur descendance une proportion élevée (60 à 71 p. 100) de plants peu développés (longueur de pousse de 1 à 20 centimètres).

Parmi les croisements effectués dans le cadre du cépage Chenin il faut signaler tout d'abord que le croisement 469 : Chenin clone n° 029303 × Chenin clone n° 029303 revient en réalité à une autofécondation de grappes dont le nombre de fleurs susceptibles de nouer est considérablement diminué. En effet, lors de la castration un certain nombre de fleurs sont toujours blessées ou coupées par la pince. On a donc obtenu un petit nombre de baies, c'est-à-dire peu de pépins par grappe, contrairement à ce qui se passe d'habitude quand on autoféconde des grappes entières. Dans ce cas, ces pépins ont pu se développer et mûrir convenablement parce qu'ils étaient peu nombreux. On constate d'ailleurs dans le tableau XVIII que leur pourcentage est meilleur que celui des autres autofé-

[1] Ces clones diffèrent surtout par des caractères ampélographiques foliaires, la découpure en particulier.

condations de Chenin. Mais malgré cela il n'y a rien de changé quant à la distribution des plants selon la longueur de la pousse ; il y a toujours un pourcentage important : 65 p. 100 de plants faibles (1 à 20 cm) et la moyenne des longueurs de pousse est du même ordre de grandeur que celles des autres autofécondations de Chenin.

Dans les croisements 470 et 471 entre clones différents du même cépage Chenin, l'effet d'inbreeding se manifeste de la même façon : par rapport aux autofécondations, la distribution des plants selon la longueur de la pousse présente toujours une proportion très importante de plants faibles (69 p. 100 et 62 p. 100) et la moyenne des longueurs des pousses est très voisine.

Puisque d'après le croisement 469, les conditions de développement et de maturation des pépins n'ont pas d'influence sur la vigueur des plants de semis, on peut penser que cet effet d'affaiblissement est un phénomène d'origine génétique analogue à celui qui intervient chez de nombreuses autres plantes cultivées. De plus, les descendances 470 et 471 sont des croisements mettant en jeu des plantes différant par quelques caractères morphologiques foliaires seulement, et non par des facteurs génétiques affectant la taille, la forme et la vitesse de croissance. Le comportement de ces deux descendances permet de penser que la faiblesse des plants de semis est due à la présence à l'état homozygote dans leur patrimoine héréditaire de facteurs défavorables conditionnant la taille, la forme et la vitesse de croissance.

La première année où ils se sont mis à fruit nous avons autofécondé à nouveau certains plants vigoureux issus déjà d'autofécondation (I 1). Les plants de semis qui ont été obtenus (I 2) ont montré un effet d'inbreeding identique à celui qui s'était produit en I 1 : dans la descendance d'une plante I 1 certains plants étaient très faibles, d'autres avaient une vigueur moyenne et enfin quelques-uns étaient vigoureux.

Dans le tableau XVIII, si nous comparons maintenant des autofécondations et des croisements intervariétaux ayant un pourcentage de levée identique ou très voisin, c'est-à-dire dont les plants ont disposé dans les couches d'un espace analogue, nous constatons qu'il y a dans les croisements une proportion bien moindre de plants faibles et bien plus élevée de plants très développés. La moyenne des longueurs de pousse est nettement plus élevée : cette plus grande vigueur est due au *phénomène d'heterosis*.

Exemples :

— comparaison des autofécondations : 467 souche 3 et 449 souche 2 aux croisements 417 et 418 ;

— comparaison des autofécondations 467 souche 1, 468 souche 3 et 449 souche 3 au croisement 416.

Tableau XVIII

Longueur de la pousse aoûtée de plants de semis issus d'autofécondations et de croisements de variétés d'espèces à fleurs hermaphrodites (Plants cultivés en serre dans des couches).

Espèce	N° d'ordre	Souche	Descendance	% de levée	Longueur de pousse aoûtée en cm. 1 à 5	6 à 10	11 à 15	16 à 20	21 à 25	26 à 30	31 à 35	36 à 40	41 à 45	46 à 50	51 à 55	56 à 60	61 à 65	66 à 70	71 à 75	76 à 80	81 à 85	86 à 90	91 à 95	96 à 100	101 à 105	106 à 110	111 à 115	116 à 120	121 à 125	126 à 130	131 à 135	136 à 140	141 à 145	146 à 150	151 à 155	156 à 160	161 à 165	166 à 170	171 à 175	176 à 180	181 à 185	186 à 190	191 à 195	196 à 200	Moyenne
	467	1	Chenin n° 029302 autofécondé	23,9	7	14	8	5	1	2		1	2	1	3			1		2	1	2				1	1			1	1	1								1				36,0
		3	Chenin n° 029302 autofécondé	14,4	14	14	4	3	1	1	1	2	2	2		2						1					1	1	2															23.0
	468	2	Chenin n° 029303 autofécondé	54,2	64	36	27	19	11				1		1		2	3	1													2				1								14,0
		3	Chenin n° 029303 autofécondé	24,3	53	38	34	27	12	9	3	2	2	5	2	3	2	2	2	2		2	1	1		1		2	1	2			1	2					2				24,1
	469		Chenin n° 029303 × Chenin n° 029303	56,2	13	7	12	4	5	1	2		2			4	2			2				1																				22,3
	470		Chenin n° 029303 × Chenin n° 029311	69,2	17	10	9	5	3	4	1	3	1	2			1	1								1																		17,9
	471		Chenin n° 029310 × Chenin n° 029311	62,8	19	9	12		3		2	1					1					2																	1					17,2
V. Vinifera	449	2	Aleatico autofécondé	11,3	6	4	3	10	1	1	1	3	3	4		2	4		1		2	2		1																			34,7
		3	Aléatico autofécondé	24,4	34	56	36	21	14	16	12	8	6	14	5	11	3	3	2	2	1	2		1																			23,2
	454		Muscat d'Alexandrie autofécondé	30,6	60	85	38	32	17	13	7	8	7	12	11	6	5	7	1	2	3	4	2	1	1	1	2	1	.	3	1												24,2
	415		Mad. Angevine × Mad. Royale	5,2		2	1	2		4						1																											23,5
	416		Mad. Angevine × Poulsard	19,8	1	7	8	7	6	10	6	4	3	8	6	3	6	2	4	1	4	6	1	2	1	1	1	1		2	1	2		1		1							51,9
	417		Mad. Angevine × Aleatico	12,4	1	5	11	4	7	4	2	1	2	2	1	1	3	1	2	2		1		2	2			4	1			2				2			1				58,8
	418		Mad. Angevine × Perle de Csaba	13,3		5	7	5	3	6		2	1	2	1	1	1							2		1				1			1	1	1	1	2	1	1				55,9
	419		Mad. Angevine × Portugais bleu	8,9	1	3	7	4	1	2	1		1	2		1		1		2	1	1			2	1	2	2	2		1	1			1	1	2		1	1				1	69,8
V. Labrusca			Autofécondation de Concord	38,2	24	17	6	2																																				6,5
V. Lincecumii			Autofécondation de Newmann	48,5	14	12																																						5,3

Tableau XIX

Longueur de la pousse aoûtée de plants de semis issus de croisements interspécifiques où intervient V. Vinifera *(Plants cultivés en serre dans des couches).*

Descendance	% de levée	Longueur de pousse aoûtée en cm. 1 à 5	6 à 10	11 à 15	16 à 20	21 à 25	26 à 30	31 à 35	36 à 40	41 à 45	46 à 50	51 à 55	56 à 60	61 à 65	66 à 70	71 à 75	76 à 80	81 à 85	86 à 90	91 à 95	96 à 100	101 à 105	106 à 110	111 à 115	116 à 120	121 à 125	126 à 130	131 à 135	136 à 140	141 à 145	146 à 150	151 à 155	156 à 160	161 à 165	166 à 170	171 à 175	176 à 180	181 à 185	186 à 190	191 à 195	196 à 200	201 à 205	206 à 210	211 à 215	216 à 220	Moyenne
Autofécondation de *V. vinifera* var. Mourvèdre	28,4	40	33	20	11	7	4	2	6	1	7	1	1							1																								14,8
Autofécondation de *V. vinifera* var. Carignan	18,1		2	3	1	1		2	2	1	4	2	1	1							1																								38,0
Autofécondation de *V. vinifera* var. Grenache	14,4	7	14	2	1		1		1				1						1																										13,8
V. vinifera var. Mourvèdre × *V. rupestris* var. du Lot	46,2	1	1		1			1				1		2	3		1	2	2	1	2		2	1	1	1		1																	77,3
V. vinifera var. Carignan × hybride interspécifique complexe 18-315 S. V.	57,3					1	3	2	1	2						2	2	1		3	4	1			3					1			1												78,5
V. Vinifera var. Grenache × hybride interspécifique complexe 18-315 S. V.	31,5																				1	1																			2		1		1	170,5

Il est à remarquer que dans les croisements 415, 416, 417, 418, 419, la Madeleine Angevine est un cépage femelle et qu'il ne peut donc pas y avoir eu des autofécondations accidentelles comme cela se produit fréquemment dans les croisements où le géniteur femelle est à fleurs hermaphrodites.

Dans le tableau XVIII on constate que le croisement 415 se comporte différemment des autres croisements où intervient la Madeleine Angevine. Il y a en effet une proportion importante de plants faibles (1 à 20 cm) : 50 p. 100 ; aucun plant ne dépasse 60 centimètres de haut et la moyenne de la longueur de pousse est du même ordre de grandeur que celles des autofécondations. Cela provient du fait que ce croisement est en réalité un croisement de retour, la Madeleine royale étant hybride de Madeleine Angevine et de Précoce de Malingre :

415 = Madeleine Angevine × (Madeleine Angevine × Précoce de Malingre).

L'effet d'inbreeding se manifeste donc nettement dans les croisements de retour. Ce dernier point est important à connaître pour les travaux d'amélioration de la résistance au *Plasmopara* car on fait souvent appel au croisement de retour avec *V. vinifera* comme parent récurrent. Pour avoir des plantes plus vigoureuses on aura donc intérêt à utiliser une variété différente de celle qui a permis l'obtention de la F_1.

Le phénomène d'heterosis se retrouve dans les croisements intervariétaux chez d'autres espèces telles que *V. riparia* ou *V. rupestris*.

2° Cadre interspécifique :

Croisements interspécifiques et autofécondations d'hybrides interspécifiques

Le phénomène d'heterosis se manifeste dans les croisements interspécifiques. On peut le voir dans le tableau XIX où sont données les distributions des longueurs de la pousse des plants de semis issus des croisements de trois variétés de *V. vinifera* avec *V. rupestris* var. du Lot et un hybride interspécifique complexe : 18-315 Seyve-Villard. Nous donnons à titre de comparaison les distributions des longueurs de la pousse des plants issus de l'autofécondation des trois variétés de *V. vinifera* intéressées. Toutes ces descendances étaient cultivées en serre dans des couches. La densité des plantes sur les lignes n'était pas identique pour toutes les descendances parce que les pourcentages de levée des pépins étaient différents (voir tableau XIX). Les plants issus des autofécondations, dont le pourcentage de levée était plus faible, étaient donc avantagés. Mais cela ne modifie en rien les résultats qui laissent apparaître une plus grande vigueur chez les plants provenant d'hybridation comme on peut le voir dans le tableau XIX en comparant les moyennes de longueur de pousse.

Tableau XX

Longueur de la pousse aoûtée de plants de semis issus de l'autofécondation d'hybrides interspécifiques simples ou de croisement «frère × sœur» (Plants cultivés en serre dans des pots).

Croisement	Hybride	Longueur de pousse aoûtée en cm.																										Moy.
		1 à 5	6 à 10	11 à 15	16 à 20	21 à 25	26 à 30	31 à 35	36 à 40	41 à 45	46 à 50	51 à 55	56 à 60	61 à 65	66 à 70	71 à 75	76 à 80	81 à 85	86 à 90	91 à 95	96 à 100	101 à 105	106 à 110	111 à 115	116 à 120	121 à 125	126 à 130	
V. vinifera × *V. riparia*	595 Oberlin	6	13	23	49	53	52	43	24	17	7	6																26,2
	Baco 1	3	9	22	35	38	40	33	34	19	19	6	6	9	1	2	2	2	1	1	1						1	32,6
V. vinifera × *V. rupestris*	1202 C	14	20	32	42	45	49	29	25	9	12	5	4			2												25,3
V. Berlandieri × *V. vinifera*	Berlandieri Colombard n° 2	99	191	79	22	5	2	1			1																	8,7
V. vinifera × *V. Labrusca*	Triumph	16	83	55	35	14	2	2	1																			12,2
V. Berlandieri × *V. riparia*	161-49 C × 420 A	15	42	92	92	39	9	6	7	2																		16,2
V. Berlandieri × *V. rupestris*	20 029 Cl	56	28	33	56	15	12	3	3	1																		13,3

Que se passe-t-il lorsqu'on sème des pépins issus d'autofécondations d'hybrides interspécifiques ou lorsqu'on effectue des croisements « frère × sœur »? Dans le tableau XX nous donnons les distributions de longueur de pousse des plants de semis issus de l'autofécondation d'hybrides interspécifiques simples F_1 et, dans un cas, du croisement entre deux hybrides F_1 (croisement « frère × sœur »). Ces générations F_2 laissent apparaître un effet d'inbreeding plus ou moins marqué. Les plants se distribuent suivant un type de distribution dont la limite est une courbe en forme de cloche caractéristique des systèmes héréditaires polygéniques. Les résultats du tableau XX permettent donc de penser que la vigueur des plants de semis dépend probablement d'un certain nombre de gènes agissant quantitativement.

TABLEAU XXI

Longueur de la pousse de plants de semis issus d'autofécondation d'hybrides interspécifiques complexes (Plants cultivés en serre dans des pots).

Hybride	Longueur de la pousse aoûtée en cm.								
	1 à 5	6 10	11 15	16 20	21 25	26 30	31 35	36 40	Moyen.
18-402 S. V.	13	115	111	83	22	2			12,8
23-18 S. V.	66	199	121	43	12		1	1	10,1
23-353 S. V.	38	104	55	38	17	9	5		11,8
23-501 S. V.	16	90	78	82	45	33	13	3	16,0
23-510 S. V.	8	24	20	17	13	3	1		13,9
6045 S.	38	153	92	11	2				9,3
9249 S.	20	82	67	27	8	1			11,1

On observe des résultats identiques lorsqu'on autoféconde des hybrides interspécifiques complexes du type de ceux figurant dans le tableau XXI. La comparaison de la longueur moyenne de pousse de ces plants de semis cultivés en pots fait apparaître un effet d'inbreeding moins marqué chez l'hybride 23-501 S. V. La vigueur supérieure de ses descendants issus d'autofécondation a d'ailleurs été vérifiée l'année suivante, dans la pépinière où les plants avaient été établis.

C. — Mise à fruit des plants de semis.

La mise à fruit des plants de vigne issus de semis nécessite un temps assez long. C'est là une des servitudes les plus gênantes de la génétique de la vigne car il s'écoule ainsi plusieurs années entre chaque génération.

Lors des croisements intraspécifiques chez *V. riparia* et *V. rupestris* et lors des croisements entre ces deux espèces, nous avons vu la mise à fruit commencer sur une partie des plants à partir de la troisième année après le semis.

Dans les croisements intraspécifiques chez *V. vinifera* la mise à fruit commence d'après nos observations quatre ans après le semis. Par exemple, des pépins semés en 1952 ont donné des plants dont une partie a commencé à se mettre à fruit en 1956. Il paraît en être de même pour les plantes issues d'autofécondations pratiquées chez *V. vinifera*.

Dans les croisements interspécifiques où entre *V. vinifera* la mise à fruit se produit sur la plupart des plants dès la troisième année après le semis. Lors du croisement suivant : *V. vinifera* var. Grenache × 18-315 Seyve-Villard (hybride interspécifique complexe), nous avons vu un plant porter des grappes rudimentaires l'année suivant le semis ; autrement dit les grappes existaient à l'état d'ébauches dans les bourgeons qui s'étaient formés en serre l'année même du semis, mais ceci est tout à fait exceptionnel.

La mise à fruit des plants de semis peut être hâtée par la pratique de la taille longue ou du provignage. Nous avons constaté de plus que les provins de plants de semis donnent des grappes plus nombreuses et mieux formées.

Lorsqu'on opère sur un nombre de plants de semis réduit, on peut également hâter la mise à fruit par la technique du greffage. Celui-ci peut être effectué soit l'année même du semis, soit les années suivantes.

La technique du greffage l'année même du semis a été mise au point aux U. S. A. par E. Snyder et F. N. Harmon (1936). Les semis étant effectués en février en serre et un premier repiquage étant pratiqué au stade 3-4 feuilles, on prélève au mois de mai ou de juin 3 ou 4 yeux de la base de chaque plant de semis et on les greffe en vert sur des pousses vigoureuses de souches à fruit. En prenant certaines précautions dans le greffage (ombrager les soudures) on peut obtenir une bonne reprise. Lorsque les greffons poussent, on coupe les rameaux « porte-greffes » au-dessus de la soudure. Par ce moyen, on peut avoir à la fin de l'année du semis des pousses aoûtées des plants issus des pépins. Lors de la taille de ces pousses, on laisse un long bois qui porte des grappes l'année suivante, c'est-à-dire 18 mois après le semis.

Lorsqu'on greffe l'année suivant le semis, du bois des plants sur des racinés porte-greffes, la mise à fruit s'effectue un an après, c'est-à-dire le troisième après le semis.

Ces techniques de greffage sont très intéressantes, malheureusement on ne peut les appliquer sur une grande échelle sans faire appel à des moyens importants.

Chapitre III

ÉTUDE DU MODE DE TRANSMISSION HÉRÉDITAIRE DES PRINCIPALES CAUSES DE LA RÉSISTANCE AU MILDIOU

Nous avons signalé plus haut que seule l'étude de l'hérédité des deux causes suivantes nous paraissait vraiment digne d'intérêt :

1° La nécrose du mycélium qui se produit en même temps que la nécrose du stomate de l'hôte.

2° La limitation de l'expansion du mycélium dans les tissus des Vitacées.

Nous envisagerons la transmission héréditaire de ces deux caractères à la fois dans le cadre intraspécifique et dans le cadre interspécifique, dans ce dernier cas plus particulièrement lors des croisements avec *V. vinifera*.

I. — ÉTUDE DU MODE DE TRANSMISSION HÉRÉDITAIRE DE LA CAPACITÉ DE RÉACTION NÉCROTIQUE AU STOMATE

Dans la première partie de notre travail, nous avons vu que c'est seulement chez les genres de Vitacées *Tetrastigma* et *Cisssus* que la nécrose intéressant le stomate de l'hôte s'accompagne de la nécrose du mycélium dont la croissance est alors arrêtée net.

Pour étudier le mode de transmission héréditaire de ce type de résistance il faut croiser une espèce qui le présente avec une espèce chez laquelle la nécrose du stomate ne s'accompagne pas de la nécrose du mycélium, ou encore avec une espèce ne présentant pas de nécrose stomatique et permettant le développement du mildiou dans ses tissus. Mais cela ne nous a pas été possible pour plusieurs raisons :

— dans le genre *Tetrastigma*, toutes les espèces dont nous pouvons disposer sont du même type de résistance O, c'est-à-dire amènent la nécrose du mycélium ;

— dans le genre *Cissus* toutes les espèces sont aussi du type de résistance O, avec nécrose du mycélium, sauf *Cissus discolor* ;

— toutes ces espèces ne fleurissent qu'exceptionnellement dans les conditions de serre chaude où nous les cultivons ;

— enfin leur croisement avec des espèces du genre *Vitis* ne provoquant pas la nécrose du mycélium n'est pas réalisable à cause des différences de garniture chromosomique qui existent entre elles.

Nous n'avons donc pas pu déterminer quel est le conditionnement génétique de la réaction nécrotique qui entraîne la mort du mycélium du champignon et la mort des cellules des stomates de l'hôte.

Dans la première partie de notre travail, nous avons vu que chez d'autres genres, en particulier chez le genre *Vitis*, certaines espèces présentent une réaction nécrotique au stomate identique et se produisant en même temps que celle qui apparaît chez les genres *Tetrastigma* et *Cissus*. Mais à la différence de ce qui se passe chez les espèces de ces derniers genres, cette réaction nécrotique de l'hôte n'est pas accompagnée de la nécrose du mycélium du *Plasmopara* dont le développement dans les tissus est alors plus ou moins limité par une autre cause.

Pour les raisons suivantes, nous avons pensé qu'il serait intéressant d'étudier le mode de transmission héréditaire de cette capacité de réaction nécrotique au stomate non accompagnée de la nécrose du mycélium. Tout d'abord les résultats obtenus au cours de cette étude pourraient, par analogie, donner des idées sur le mode de transmission héréditaire de la capacité de réaction nécrotique au stomate lorsqu'elle s'accompagne de la nécrose du mycélium. Ensuite cette étude pouvait facilement être menée de front avec l'étude du mode de transmission héréditaire de la cause de résistance qui limite plus ou moins l'expansion du mycélium dans les tissus des Vitacées. En effet, quand on inocule des descendances selon la technique décrite plus haut, dans le but de déterminer la résistance des plants qui les constituent, il suffit d'examiner les feuilles à partir du troisième jour de l'infection pour savoir si elles présentent des réactions nécrotiques aux stomates.

Nos observations ont porté sur plusieurs types de descendances :

1° Des autofécondations de variétés et des croisements entre variétés chez des espèces présentant la capacité de réaction nécrotique au stomate ; autrement dit, il s'agit d'observations effectuées dans le cadre intraspécifique permettant d'examiner l'hétérogénéité génétique du matériel.

2° Des croisements entre variétés d'espèces différentes présentant la capacité de réaction nécrotique au stomate.

3° Des croisements entre variétés d'espèces présentant la capacité de réaction nécrotique au stomate et l'espèce *V. vinifera* qui ne la présente pas.

Autrement dit, dans ces deux derniers cas, il s'agit d'observations effectuées dans le cadre interspécifique.

A. — Transmission héréditaire de la capacité de réaction nécrotique au stomate dans le cadre intraspécifique.

Nous avons inoculé les descendants issus d'autofécondations ou de croisements intervariétaux pratiqués chez plusieurs espèces américaines du genre *Vitis*. D'après ce que nous avons vu dans le chapitre IV de la première partie de notre travail toutes les espèces intéressées présentent des réactions nécrotiques aux stomates lorsqu'elles sont infectées par le *Plasmopara viticola*. Les résultats sont donnés dans le tableau XXII.

TABLEAU XXII

Transmission héréditaire de la capacité de réaction nécrotique au stomate chez des générations F_1 issues de croisements intraspécifiques et chez des autofécondations.

Croisement intraspécifique ou autofécondation	Nécroses stomatiques	
	Avec	Sans
V. riparia sericea × *V. rip.* Gloire de Montpellier	62	—
V. rupestris de Serres × *V. rupestris* du Lot	67	—
V. aestivalis Spaunhorst × *V. aestivalis* n° 2	10	—
V. monticola large Bell × *V. monticola* Valmy	32	—
V. monticola n° 2 × *V. monticola* Valmy	10	—
V. Berlandieri Malègue n° 6 × *V. Berlandieri* Macquin n° 4	94	—
V. Candidans B × *V. candicans* sp.	2	—
V. Labrusca var. Isabelle autofécondée	22	12
V. Lincecumii var. Newmann autofécondée	7	—

Nous voyons que dans tous les cas, les espèces ayant le caractère « capacité de réaction nécrotique au stomate » donnent des descendances intervariétales dont tous les individus présentent aussi ce caractère.

Seul *V. Labrusca* var. *Isabelle* fait exception à la règle, mais nous verrons ultérieurement qu'on ne peut considérer la variété *Isabelle* comme une espèce pure, elle est en réalité probablement issue d'un croisement entre *V. Labrusca* et *V. vinifera*. L'*Isabelle* est donc une plante de la génération F_1 et la descendance résultant de son autofécondation constitue une génération F_2. La disjonction observée dans le tableau XXII est du type 3 plantes ayant la capacité de réaction nécrotique au stomate, pour une plante ne la présentant pas. En effet, l'ajustement des proportions observées aux proportions théoriques 3-1 montre qu'à la valeur de χ^2 correspond une probabilité comprise entre 0,20 et 0,10.

B. — Transmission héréditaire de la capacité de réaction nécrotique au stomate dans le cadre interspécifique.

Nous avons observé la transmission héréditaire de la capacité de réaction nécrotique au stomate chez les descendances F_1, F_2 et chez les croisements de retour mettant en œuvre des espèces présentant ce carac-

tère et l'espèce très sensible *V. vinifera* chez laquelle il n'apparaît jamais de nécroses stomatiques. Nous n'avons pas pu faire des observations sur le même nombre de générations pour tous les croisements envisagés, parce que certains d'entre eux n'avaient jamais été réalisés jusqu'à présent et que les plantes F_1 que nous avons obtenues ne sont pas encore à fruit.

a) Croisements interspécifiques mettant en œuvre deux espèces ayant la capacité de réaction nécrotique au stomate.

Nous donnons dans le tableau XXIII les résultats de l'inoculation de descendances F_1, F_2 et de croisements de retour (B. C.) obtenus à partir d'espèces présentant toutes la capacité de réaction nécrotique au stomate.

TABLEAU XXIII

Transmission héréditaire de la capacité de réaction nécrotique au stomate chez des générations F_1 et des croisements de retour issus d'hybridations interspécifiques.

Type de croisement interspécifique	Génération	Croisement ou autofécondation	Nécroses stomatiques	
			Avec	Sans
V. rupestris × *V. riparia.*	F_1	*V. rupestris* de Serres × *V. riparia* Gloire de Montpellier	8	—
	F_2	3 307 C. × 3 309 C.	27	—
V. Berlandieri × *V. rupestris.*	F_1	*V. Berlandieri* Rességuier × *V. rupestris* Martin	6	—
	F_2	Autofécondation de 20 029 Castel	158	—
	B. C.	1 447 Paulsen (Berlandieri × Rupestris) × *V. rupestris* du Lot	131	—
V. Berlandieri × *V. riparia.*	F_2	161-49 C. × 420 A	274	—
	B. C.	161-49 C. × *V. riparia* Gloire de Montpellier	28	—

Nous voyons que d'après le tableau XXIII tous les descendants de F_1, de F_2 et de croisements de retour présentent la capacité de réaction nécrotique au stomate.

b) Croisements interspécifiques mettant en œuvre une espèce ayant la capacité de réaction nécrotique au stomate et l'espèce *V. vinifera* qui ne la présente pas.

Nous donnerons tout d'abord les résultats (voir tableau XXIV) de l'inoculation des descendants d'une série de croisements interspécifiques pour lesquels on n'a pu observer que la génération F_1.

D'après les résultats du tableau XXIV, les plants F_1 issus du croisement entre une espèce ayant la capacité de réaction nécrotique au stomate et *V. vinifera* présentent tous cette même capacité. Donc tout se passe comme si ce caractère était *dominant.*

TABLEAU XXIV

Transmission héréditaire de la capacité de réaction nécrotique au stomate chez des générations F_1 issues de croisements interspécifiques.

Génération F_1	Nécroses stomatiques	
	Avec	Sans
V. vinifera var. black Morocco × V. *rotundifolia* var. Thomas	1	—
V. vinifera var. Sémillon × V. *rotundifolia*	1	—
V. aestivalis var. Spaunhorst × :		
V. vinifera var. Grenache	34	—
V. vinifera var. Cinsaut	34	—
V. rubra var. B × *V. vinifera* :		
var. Carignan	75	—
var. Chasselas	29	—
var. Pinot franc	60	—
var. Cinsaut	44	—
V. vinifera var. Grenache × *V. monticola* var. n° 1	22	—
V. vinifera var. Grenache × *V. candicans*	7	—

Nous donnerons maintenant les résultats des observations effectuées sur les descendants de F_2 et de croisements de retour (B. C.) des hybridations interspécifiques suivantes :

V. riparia × *V. vinifera.*

Nous disposons dans ce cas d'observations effectuées sur plusieurs descendances F_2 (voir tableau XXV) et sur deux croisements de retour (voir tableau XXVI).

Les F_2 ont été obtenues par autofécondation de plantes F_1 qui présentaient toutes la capacité de réaction nécrotique au stomate. D'après les disjonctions observées dans le tableau XXV on voit que l'on peut assimiler les proportions de plantes avec nécroses stomatiques et de plantes sans nécroses stomatiques aux proportions théoriques 3-1. L'étude des valeurs de χ^2 permet de retenir l'hypothèse d'un cas d'hérédité monofactorielle. On constate d'ailleurs au moyen du test χ^2 interaction (G. W. SNEDECOR, 1946) que les résultats obtenus dans les différentes F_2 sont homogènes.

Les croisements de retour figurant dans le tableau XXVI ont été obtenus par croisement de plantes hybrides F_1 ayant la capacité de réaction nécrotique au stomate, avec des variétés de *V. vinifera* qui ne l'ont

pas. Les proportions de plantes présentant des nécroses aux stomates et de plantes n'en présentant pas, observées dans le tableau XXVI, peuvent être statistiquement assimilées aux proportions théoriques 1-1 du croisement de retour dans le cas de l'hérédité monofactorielle. C'est ce qui ressort de l'examen des différentes valeurs de χ^2.

TABLEAU XXV

Transmission héréditaire de la capacité de réaction nécrotique au stomate chez des générations F_2 issues du croisement V. vinifera × V. riparia.

Descendance F_2 Autofécondation de :	Nécroses stomatiques		Proportions théoriques	Valeur du χ^2	Degrés d'indépendance	Probabilité
	Avec	Sans				
595 Oberlin (Gamay × Riparia)	224	60	3-1	2,272	1	$0,10 < P < 0,20$
595 Oberlin (Gamay × Riparia)	214	57	3-1	2,273	1	$0,10 < P < 0,20$
Baco 1 (Folle blanche × Riparia	221	80	3-1	0,398	1	$0,50 < P < 0,70$
208 G (Trollinger × Riparia)	200	71	3-1	0,206	1	$0,50 < P < 0,70$
43 G (Chasselas × Riparia)	229	62	3-1	2,117	1	$0,10 < P < 0,20$
Somme des χ^2 individuels des F_2				7,266	5	# 0,20
Total des cinq F_2	1 088	330	3-1	2,257	1	$0,10 < P < 0,20$
Interaction autofécondation × disjonction				5,009	4	$0,20 < P < 0,30$

TABLEAU XXVI

Transmission héréditaire de la capacité de réaction nécrotique au stomate chez des croisements de retour (V. vinifera × V. riparia) × V. vinifera.

Croisement de retour (B. C.)	Nécroses stomatiques		Proportions théoriques	Valeur du χ^2	Degrés d'indépendance	Probabilité
	Avec	Sans				
605 Oberlin (1) × *V. vinifera* var. Antiqua	21	15	1-1	1,000	1	# 0,30
V. vinifera var. Montuonico × 595 Oberlin (1)	18	22	1-1	0,400	1	# 0,50
Somme des χ^2 individuels des B. C.				1,400	2	# 0,50
Total des deux B. C.	39	37	1-1	0,052	1	$0,80 < P < 0,90$
Interaction croisement de retour × disjonction				1,348	1	$0,20 < P < 0,30$

(1) 605 Oberlin et 595 Oberlin sont issus du croisement : *V. vinifera* var. Gamay × *V. riparia*.

Tout cela permet de faire les hypothèses suivantes :

— le 595 Oberlin et le 605 Oberlin sont hétérozygotes pour le caractère capacité de réaction nécrotique au stomate qui est dominant ;

— les variétés de *V. vinifera* sont homozygotes pour le caractère absence de réaction nécrotique au stomate qui est récessif.

V. vinifera × *V. rupestris.*

Les résultats des observations que nous avons effectuées dans le cadre de ce croisement sont donnés dans le tableau XXVII.

TABLEAU XXVII

Transmission héréditaire de la capacité de réaction nécrotique au stomate dans le cas du croisement V. vinifera × V. rupestris

Descendance	Génération	Nécroses stomatiques		Proportions théoriques	Valeur du χ^2	Degrés d'indépendance	Probabilité
		Avec	Sans				
V. vinifera var. Mourvèdre × *V. rupestris* var. du Lot.	F_1	19	—				
Autofécondation de 1202 C. (Mourvèdre × Rupestris du Lot.....	F_2	186	79	3–1	3,270	1	$0{,}05 < P < 0{,}10$
1202 C. × *V. rupestris* var. du Lot.....	B. C.	152	—				

On constate tout d'abord que toutes les plantes F_1 présentent la capacité de produire des réactions nécrotiques aux stomates. Celle-ci est donc dominante.

La génération F_2 donne des proportions de plantes avec nécroses et de plantes sans nécroses qui s'ajustent aux proportions théoriques 3-1.

Enfin le croisement de retour (B. C.) confirme bien que le couple de caractères : avec réaction nécrotique au stomate et sans réaction nécrotique, est monofactoriel et que le premier est dominant.

V. Berlandieri × *V. vinifera.*

Dans le cadre de ce croisement nous avons d'abord constaté que les 84 descendants du croisement : *V. Berlandieri* var. n° 1 Macquin × *V. vinifera* var. Chasselas, présentaient la capacité de réaction nécrotique au stomate.

Nous avons observé la transmission héréditaire de ce caractère chez deux générations F_2 ; les résultats qui les concernent sont donnés dans le tableau XXVIII.

Dans le tableau XXIX figurent les résultats obtenus lors de croisements de retour effectués entre des hybrides F_1 (*Berlandieri* × *Vinifera*) et des variétés de *V. vinifera.*

L'application du test χ^2 à tous ces résultats permet d'interpréter

les disjonctions de plantes avec nécroses et de plantes sans nécroses en faisant l'hypothèse d'une hérédité monofactorielle, le caractère capacité de réaction nécrotique étant dominant.

Tableau XXVIII

Transmission héréditaire de la capacité de réaction nécrotique au stomate chez des descendances F_2 du croisement V. Berlandieri × V. vinifera.

Descendance F_2	Nécroses stomatiques		Proportions théoriques	Valeur du χ^2	Degrés d'indépendance	Probabilité
	Avec	Sans				
Autofécondation de Berlandieri Colombard n° 2 (*V. Berlandieri* × *V. vinifera* var. Colombard n° 2)	255	69	3–1	2,369	1	$0,10 < P < 0,20$
41 B. (*V. Berlandieri* × *V. vinifera* var. Chasselas) × 333 E. M. (*V. Berlandieri* × *V. vinifera* var. Cabernet Sauvignon)	44	16	3–1	0,088	1	$0,70 < P < 0,80$
Somme des χ^2 individuels des F_2				2,457	2	$0,20 < P < 0,30$
Total des deux F_2	299	85	3–1	1,843	1	$0,10 < P < 0,80$
Interaction descendance F_2 × disjonction				0,614	1	$0,30 < P < 0,50$

Tableau XXIX

Transmission héréditaire de la capacité de réaction nécrotique au stomate chez des croisements de retour (V. Berlandieri × V. vinifera) × V. vinifera.

Croisement de retour (B. C.)	Nécroses stomatiques		Proportions théoriques	Valeur du χ^2	Degrés d'indépendance	Probabilité
	Avec	Sans				
41 B (*V. Berlandieri* × *V. vinifera* var. Chasselas) × *V. vinifera* var. Chasselas	25	21	1–1	0,346	1	$0,50 < P < 0,70$
V. vinifera var. Cabernet Sauvignon × 333 E. M. (*V. Berlandieri* × *V. vinifera* var. Cabernet Sauvignon)	28	34	1–1	0,580	1	$0,30 < P < 0,50$
Somme des χ^2 individuels des B. C.				0,926	2	$0,30 < P < 0,50$
Total des deux B. C.	53	55	1–1	0,036	1	$0,80 < P < 0,90$
Interaction croisement de retour × disjonction				0,890	1	$0,30 < P < 0,50$

V. cordifolia × *V. vinifera* ; *V. Labrusca* × *V. vinifera*.

Les résultats de l'inoculation de F_2 de ces croisements interspécifiques sont donnés dans le tableau XXX.

TABLEAU XXX

Transmission héréditaire de la capacité de réaction nécrotique au stomate chez des descendances F_2 de croisements interspécifiques.

Descendance F_2	Nécroses stomatiques		Proportions théoriques	Valeur du χ^2	Degrés d'indépendance	Probabilité
	Avec	Sans				
Autofécondation de 98-76 C. (*V. vinifera* var. Bourrisquou × *V. cordifolia*).....	168	60	3-1	0,209	1	$0,50 < P < 0,70$
Autofécondation de Triumph (*V. Labrusca* var. Concord × *V. vinifera* var. Chasselas	138	60	3-1	2,969	1	$0,05 < P < 0,10$
Autofécondation d'Isabelle (*V. Labrusca* × *V. vinifera*) ...	22	12	3-1	1,921	1	$0,10 < P < 0,20$

On peut constater que dans tous les cas il y a accord entre les proportions observées et les proportions théoriques 3-1. Chacun de ces hybrides F_1 est hétérozygote et le caractère réaction nécrotique au stomate est dominant.

C. — Conclusion.

D'après tous les résultats précédents, nous voyons que la capacité de réaction nécrotique au stomate sans que la nécrose s'accompagne toujours de la mort du mycélium, présente une hérédité monofactorielle.

Toutes les espèces résistantes ayant cette capacité sont homozygotes pour l'allèle commandant la réaction nécrotique au stomate.

Cet allèle est dominant par rapport à celui qui conditionne l'absence de réaction nécrotique au stomate. L'espèce *V. vinifera* est homozygote pour ce dernier.

II. — ÉTUDE DU MODE DE TRANSMISSION HÉRÉDITAIRE DE LA CAUSE LIMITANT L'EXPANSION DU MYCÉLIUM DE PLASMOPARA VITICOLA DANS LES TISSUS DE L'HOTE.

A. — Généralités.

L'étude du mode de transmission héréditaire de cette cause de résistance a été abordée par HUSFELD (1933) et par SCHERZ (1937) à l'occasion de travaux de sélection. Pour cela ils ont inoculé des plants de semis cultivés en serre et qu'ils ont répartis en cinq classes de résistance et de sensibilité d'après une notation déterminée. Bien que dans leurs recherches ces deux auteurs n'aient pas dissocié les phénomènes nécrotiques qui

interviennent au cours de l'infection et la cause limitant l'expansion du mycélium dans les tissus, nous pouvons cependant tenir compte de leurs résultats puisque c'est surtout la deuxième cause qui détermine la résistance au mildiou considérée comme un tout.

Ces deux auteurs ont constaté qu'il y a une variation continue de la résistance dans les descendances F_2 ou F_n issues de croisements entre l'espèce *V. vinifera* et des espèces résistantes comme *V. riparia* par exemple. Quelques plantes présentent une résistance ou une sensibilité comparable à celle des parents, tandis que les autres présentent tous les degrés de résistance et de sensibilité compris entre les deux types parentaux.

Ces résultats ont amené HUSFELD à conclure à une hérédité polyfactorielle de la résistance au mildiou.

Les observations que nous avons effectuées au début de nos recherches sur des descendances de croisements interspécifiques, infectées en serre ou en plein champ, ont confirmé le caractère complexe de l'hérédité de la résistance au mildiou, tout se passant comme si la cause qui limite l'expansion du mycélium avait une *hérédité quantitative* (polygénique). Mais nous avons voulu prouver cela d'une manière indiscutable en dissociant, dans les observations sur les plantes inoculées par le *Plasmopara viticola*, les phénomènes nécrotiques qui interviennent dans les tissus et la deuxième cause de résistance qui s'oppose plus ou moins à l'expansion du mycélium lorsqu'il n'a pas été arrêté par ces phénomènes nécrotiques. Pour atteindre ce but nous avons fait appel à l'inoculation de feuilles isolées en survie en boîte de Pétri. Pour chaque descendance à étudier on a inoculé une feuille de chaque plant qui la constituait selon la technique décrite plus haut. Lorsque les sporangiophores ont été émis on a trié les différentes feuilles d'après la densité de cette émission en classes allant de O à V. On a ainsi obtenu une distribution de fréquences qui a été définie par certaines caractéristiques calculées à partir des valeurs du caractère résistance à l'expansion du mycélium, valeurs exprimées d'après une échelle appropriée. Ensuite, à l'aide de ces caractéristiques on a analysé et on a interprété les résultats des inoculations réalisées. Pour cela nous avons utilisé les méthodes particulières à la génétique biométrique, méthodes que nous exposerons succinctement pour la compréhension de notre étude.

Par ce moyen nous sommes arrivés à obtenir des précisions supplémentaires sur l'hérédité de la résistance au mildiou. Lorsque nous avons mis en évidence certaines particularités intéressantes nous avons essayé de voir, chaque fois que la possibilité nous en a été donnée, si elles se présentaient aussi lorsque les descendances étaient soumises à l'infection par le mildiou en plein champ.

B. — Données générales sur l'analyse et l'interprétation des résultats d'hérédité quantitative.

a) Caractéristiques permettant d'effectuer l'analyse biométrique des descendances.

Par suite du mode de transmission héréditaire particulier de la deuxième cause de résistance au mildiou, les plantes d'une descendance donnée se répartissent la plupart du temps en plusieurs classes de résistance ou de sensibilité. Ces classes sont distinguées dans la variation continue présentée par la résistance des descendants, d'après les normes que nous avons données plus haut (voir la définition des classes de l'échelle de notation de la résistance allant de O à V données pages 132 et 133).

On a ainsi des distributions de fréquences que l'on caractérise par des *paramètres*.

Chaque distribution est tout d'abord définie par sa *moyenne* $\bar{x}$:

$$\bar{x} = \frac{S(x)}{n}$$

$S(x)$ = sommes des valeurs x du caractère considéré, c'est-à-dire la résistance au mildiou, pour tous les individus de la distribution de fréquences.

n = nombre total d'individus que comporte la distribution.

Chaque distribution de fréquences est également caractérisée par sa *variance* V_x :

$$V_x = \frac{1}{n-1}\left(S(x)^2 - \frac{S^2(x)}{n}\right)$$

$S(x)^2$ = somme du carré des valeurs x du caractère considéré pour tous les individus de la distribution de fréquences.

$S^2(x)$ = carré de la somme des valeurs x du caractère considéré pour tous les individus.

La racine carrée de la variance constitue la *déviation standard* (écart type) :

$$s_x = \sqrt{V_x}$$

Pour caractériser chaque distribution de fréquences on utilise aussi l'écart type de la moyenne appelé *erreur standard* $s_{\bar{x}}$.

Cette caractéristique est obtenue à partir de la *variance* de la *moyenne* $V_{\bar{x}}$:

$$V_{\bar{x}} = \frac{V_x}{n}$$

$$s_{\bar{x}} = \sqrt{V_{\bar{x}}}$$

Quand on exprime la moyenne d'une distribution de fréquences elle est habituellement suivie de $\pm$ son erreur standard.

b) Choix de l'échelle permettant d'effectuer l'analyse biométrique des résultats.

Lorsqu'on suppose qu'un caractère présente une hérédité quantitative (polygénique), l'analyse des résultats de transmission de ce caractère à travers les générations n'est rationnelle que si l'échelle qui permet de mesurer le caractère remplit certaines conditions.

Selon K. MATHER (1949) ces conditions sont au nombre de deux :

— « les effets des gènes doivent être en moyenne simplement additifs ;

— la contribution des agents non héréditaires doit être indépendante du génotype ».

MATHER indique deux séries de tests pour vérifier la convenance d'échelles établies empiriquement.

La première série de tests permet de voir si les effets géniques sont additifs.

C'est ainsi que si l'échelle convient les quantités A, B et C ci-dessous doivent être chacune égales à o dans les limites de leur erreur d'échantillonnage :

$$A = 2\bar{B}_1 - \bar{F}_1 - \bar{P}_1$$
$$B = 2\bar{B}_2 - \bar{F}_1 - \bar{P}_2$$
$$C = 4\bar{F}_2 - 2\bar{F}_1 - \bar{P}_1 - \bar{P}_2$$

où $\bar{P}_1$ et $\bar{P}_2$ sont les moyennes des deux parents,
où $\bar{F}_1$ et $\bar{F}_2$ sont les moyennes de la génération F_1 et de la génération F_2,
et où $\bar{B}_1$ et $\bar{B}_2$ sont les moyennes des deux croisements de retour.

Les erreurs correspondantes sont données par les formules suivantes :

$$VA = 4V\bar{B}_1 + V\bar{F}_1 + V\bar{P}_1$$
$$VB = 4V\bar{B}_2 + V\bar{F}_1 + V\bar{P}_2$$
$$VC = 16V\bar{F}_2 + 4V\bar{F}_1 + V\bar{P}_1 + V\bar{P}_2$$

où $V\bar{B}_1$ est la variance de la moyenne $\bar{B}_1$ etc...
c'est $A \pm \sqrt{VA}$, $B \pm \sqrt{VB}$ et $C \pm \sqrt{VC}$ que l'on compare à o.

Une deuxième série de tests permet de se rendre compte si la contribution des agents non héréditaires est indépendante du génotype. Pour cela il suffit de disposer comme le signale MATHER de plusieurs génotypes présentant des valeurs moyennes différentes pour le caractère intéressé, ici la résistance au mildiou, chacun de ces génotypes étant représenté par un certain nombre d'individus sur lesquels on peut mesurer la variabilité due à des facteurs non héréditaires. Pour cela on peut utiliser des clones, ce qui est relativement commode en ce qui concerne la vigne, ou bien on peut se baser sur les descendants de génotypes homozygotes ou

sur les descendants de croisements entre de tels génotypes. MATHER conseille de baser le test sur les parents lorsqu'ils peuvent être considérés comme des « variétés pures » et sur leur F_1. C'est ce que nous ferons en supposant que les espèces du genre Vitis qui ont servi de parents peuvent être considérées comme des « variétés pures » en ce qui concerne leur résistance au mildiou.

Les tests consistent dans la comparaison des variances deux à deux selon la méthode habituelle (test F de SNEDECOR) : on effectue le rapport de la plus grande variance à la plus faible et on compare la valeur trouvée à la valeur lue dans la table de SNEDECOR d'après les degrés de liberté correspondant à chaque variance. Si la valeur du rapport est supérieure à la valeur lue dans la table, les deux variances sont significativement différentes et l'échelle ne convient pas.

Quand une échelle ne satisfait pas aux séries de tests précédentes on doit en rechercher une autre. D'après MATHER l'échelle doit être testée pour chaque expérience, aussi aurons-nous à faire cette opération pour chaque type de croisement interspécifique que nous envisagerons.

Dans le cas de la notation de la résistance au mildiou qui nous intéresse, c'est-à-dire dans le cas de la notation de l'intensité de l'émission des sporangiophores par des feuilles isolées en survie en boîte de Pétri, on effectue à l'estime un tri en six classes : O, I, II, III, IV, V. Cette échelle de notation, pour si imparfaite qu'elle soit, permet d'obtenir des distributions de fréquences à partir de la variation continue de la résistance qui est observée sur les plantes d'une descendance donnée.

Cependant, nous avons pensé que nous ne pouvions pas l'utiliser telle quelle pour l'analyse des résultats et cela pour plusieurs raisons. Tout d'abord, cette échelle est absolument arbitraire, la classe IV ne correspondant pas, par exemple, à une sensibilité deux fois plus grande que celle de la classe II et quatre fois plus grande que celle de la classe I. Il fallait donc trouver une échelle dans laquelle la proportionnalité directe de la sensibilité soit respectée. Ensuite, il n'est pas possible de comparer directement l'échelle de notation de la résistance en boîte de Pétri avec d'autres échelles (0, 1, 2, 3, 4, 5) de notation de la résistance dans des conditions de milieu différentes, comme par exemple le plein champ ou la serre (D. BOUBALS, 1956). En effet, si on peut dire que la dernière classe (V ou 5) représente pratiquement le même degré de sensibilité au mildiou dans toutes les échelles, il n'en est pas de même pour les autres classes. Or, dans notre étude du mode de transmission héréditaire de la résistance à l'expansion du mycélium de *Plasmopara viticola*, nous avons fait appel à des infections se produisant en plein champ, au printemps et à l'automne, dans le but de voir si les caractéristiques du mode de transmission héréditaire observées en boîte de Pétri se retrouvaient dans des conditions d'infection différentes. Pour que la comparai-

son puisse être faite avec les résultats d'inoculation des descendances en boîte de Pétri, il fallait donc que pour toutes les échelles les rapports qui existent entre leurs classes soient exprimés d'une manière comparable. Pour cela le seul moyen était de caractériser chaque classe de telle façon que la proportionnalité directe de la sensibilité soit respectée entre les diverses classes d'une même échelle.

Pour obtenir des échelles répondant à cette condition, il fallait caractériser les classes par l'évaluation précise des critères qui permettent à l'œil de distinguer ces classes, c'est-à-dire le nombre de sporanges (conidies) formés ou la proportion de limbe envahi par le mildiou.

La détermination des classes O, I, II, III, IV, V, étant basée sur la densité d'émission des sporangiophores, il était possible de préciser les rapports de ces classes entre elles en effectuant le comptage des sporanges formés sur les feuilles de plantes appartenant à ces différentes classes. Dans ce but, nous avons inoculé des séries de feuilles de plantes appartenant aux classes de résistance I à V, chaque série étant infectée avec une même suspension de sporanges. Après que les sporangiophores soient apparus, les feuilles d'une même classe ont eu leur face inférieure lavée par pulvérisation d'eau. On a dénombré la quantité de sporanges contenus dans chaque suspension ainsi obtenue. Mais auparavant, lorsque la teneur en sporanges était faible (classe I et II), pour augmenter la précision du dénombrement, on a centrifugé un volume donné de suspension de façon à accroître de vingt fois sa teneur. La numération des sporanges a été effectuée pour chaque suspension sur 20 prélèvements, à l'aide d'une cellule de Thoma. A partir de la moyenne trouvée pour la teneur en sporanges de chaque suspension, on a calculé quelle aurait été la teneur si la mise en suspension des sporanges avait été effectuée dans une même série, avec le même volume d'eau pour chaque lot de feuilles. La nouvelle teneur trouvée pour chaque lot de feuilles d'une même classe a été ensuite rapportée au poids total de ces feuilles desséchées à l'étuve.

Grâce à cette technique nous avons obtenu une nouvelle échelle directement proportionnelle à la sensibilité au mildiou. Sa correspondance avec l'ancienne échelle est la suivante :

Ancienne échelle de notation.....	O	I	II	III	IV	V
Nouvelle échelle de notation.....	0	1	4	18	33	63

Suivant une technique analogue à la précédente, nous avons évalué par comptage des sporanges, les classes d'une échelle de résistance allant de 0 à 5 utilisée pour le tri de plantes inoculées en serre, basée également sur l'importance de la sortie des sporangiophores. En donnant à la classe 5 la valeur 63 on a la nouvelle échelle suivante :

Ancienne échelle de notation	0	1	2	3	4	5
Nouvelle échelle de notation.....	0	0	0,35	1,78	14,65	63

On a aussi obtenu deux autres nouvelles échelles en évaluant, par pesée après dessiccation à l'étuve, le pourcentage de limbe envahi par le

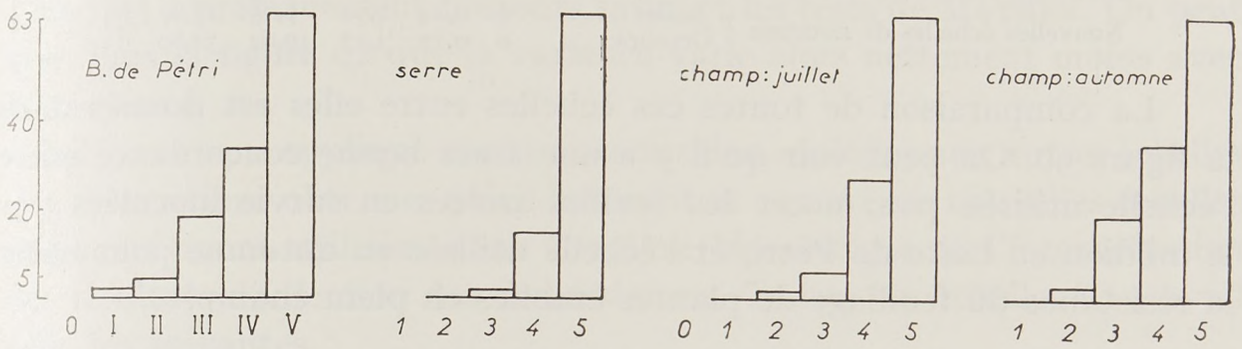


FIG. 90. — Comparaison graphique d'échelles de notation, dans diverses conditions, de la résistance et de la sensibilité au *P. viticola*.

mildiou sur des feuilles de plantes appartenant aux classes de résistance et de sensibilité de deux échelles de notation allant de 0 à 5. L'une de ces échelles sert à noter la résistance au mildiou lors de la période de croissance

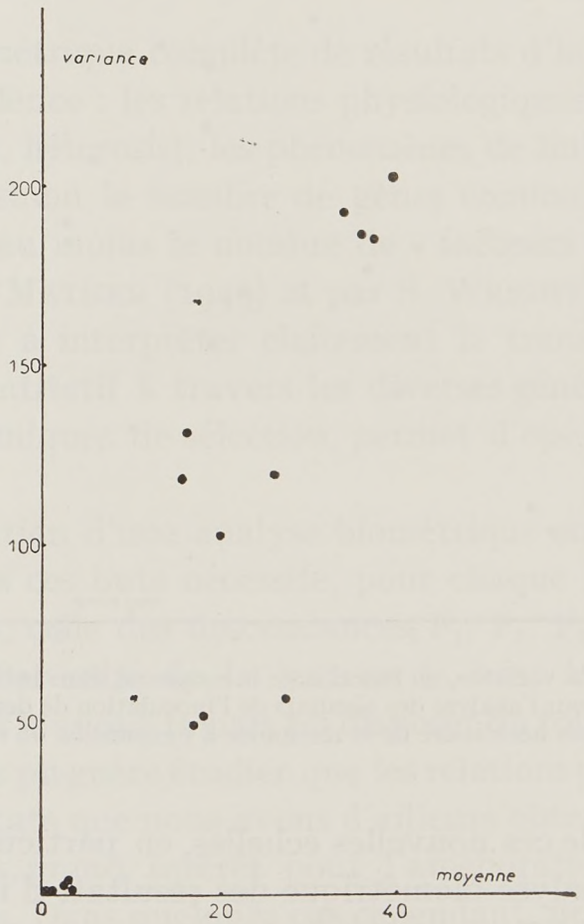


FIG. 91. — Variation de la variance, en fonction de la moyenne, dans le cas de l'utilisation de l'échelle 0-1-4-18-33-63 pour l'analyse des résultats de l'inoculation de descendances, en vue d'étudier le mode de transmission héréditaire de la résistance à l'expansion du mycélium du *P. viticola* dans les tissus.

active des plantes (notation effectuée début juillet), l'autre permet de noter la résistance lorsque la croissance est arrêtée (notation effectuée en octobre).

La correspondance de ces nouvelles échelles avec les anciennes est la suivante en donnant chaque fois la valeur 63 à la classe 5 :

Ancienne échelle de notation.....		0	1	2	3	4	5
Nouvelles échelles de notation	Juillet	0	0,24	1,70	6,05	27,87	63
	Octobre....	0	0,12	3,17	19,02	34,80	63

La comparaison de toutes ces échelles entre elles est donnée dans la figure 90. On peut voir qu'il y a une assez bonne concordance entre l'échelle utilisée pour noter les feuilles isolées en survie inoculées par le mildiou en boîte de Pétri, et l'échelle utilisée en automne pour noter la résistance du feuillage de plantes établies en plein champ.

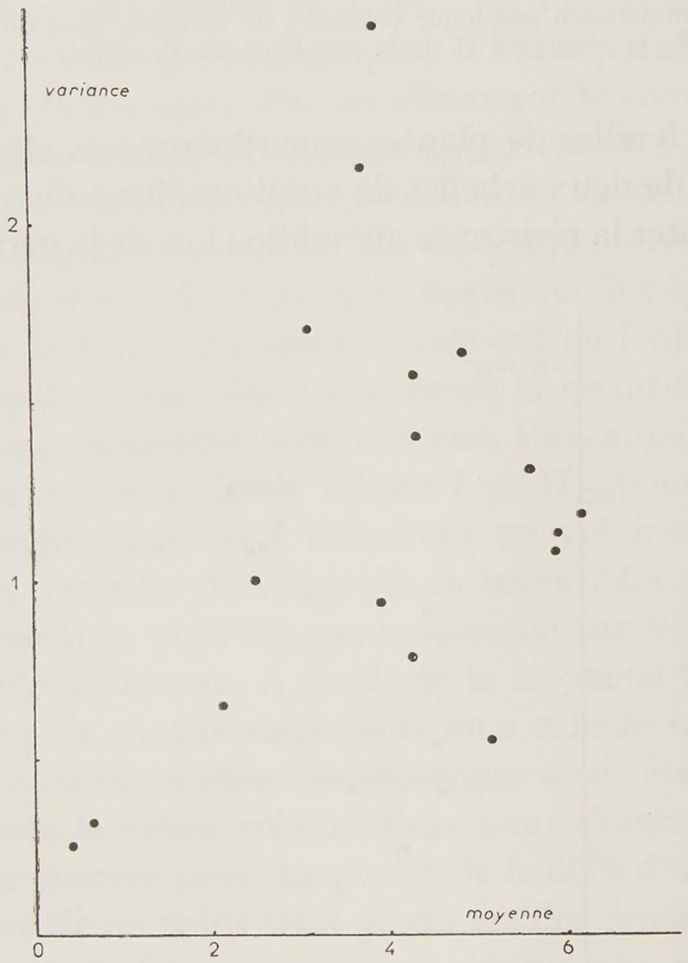


FIG. 92. — Variation de la variance, en fonction de la moyenne, dans le cas de l'utilisation de l'échelle 0-1-2-4,24-5,74-7,93 pour l'analyse des résultats de l'inoculation de descendances, en vue d'étudier le mode de transmission héréditaire de la résistance à l'expansion du mycélium de *P. viticola* dans les tissus.

L'utilisation de ces nouvelles échelles, en particulier l'échelle 0-1-14-18-33-63, dans l'analyse biométrique des résultats d'infection des descendances, a montré qu'elles ne satisfaisaient pas toujours les tests de MATHER dont nous avons parlé plus haut. Cela provenait surtout du fait que la variance augmentait considérablement avec la moyenne. On peut voir cela dans la figure 91 où sont portées les valeurs de la moyenne et de la variance de la résistance estimée en boîte de Pétri, des parents et des F_1 mis en œuvre dans notre étude du mode de transmission héréditaire de la résistance à l'expansion du mycélium de *Plasmopara viticola*.

Par une transformation de l'échelle 0-1-4-18-33-63, nous avons essayé de remédier à cet inconvénient. Pour cela nous avons pris la racine carrée des nombres précédents. La nouvelle échelle obtenue : 0-1-2-4,24-5,74-7,93 a pratiquement toujours satisfait les tests de MATHER. On peut voir dans la figure 92 que la variance varie alors nettement moins avec la moyenne.

Nous avons appliqué une transformation analogue aux autres échelles que nous avions obtenues précédemment et ce sont ces nouvelles échelles que nous avons utilisées dans l'analyse biométrique et l'interprétation des résultats d'infection des descendances. Toutes ces échelles de travail sont les suivantes :

Boîte de Pétri.....	0 —	1 —	2 —	4,24 —	5,74 —	7,93
Serre.....	0 —	0 —	0,59 —	1,33 —	3,82 —	7,93
Plein champ (Juillet)	0 —	0,48 —	1,30 —	2,45 —	5,27 —	7,93
Plein champ (Octobre).....	0 —	0,34 —	1,78 —	4,36 —	5,89 —	7,93

c) **Interprétation des résultats de l'analyse biométrique.**

L'analyse biométrique complète de résultats d'hérédité quantitative doit mettre en évidence : les relations physiologiques entre gènes (dominance, interactions, héterosis), les phénomènes de linkage et elle doit permettre d'évaluer, sinon le nombre de gènes commandant la réalisation du caractère, tout au moins le nombre de « facteurs effectifs » tels qu'ils ont été définis par MATHER (1949) et par S. WRIGHT (1952). Grâce à ces éléments on arrive à interpréter clairement la transmission héréditaire d'un caractère quantitatif à travers les diverses générations ce qui, dans les travaux agronomiques de sélection, permet d'opérer plus rationnellement.

Mais la réalisation d'une analyse biométrique suffisamment poussée pour atteindre tous ces buts nécessite, pour chaque type de croisement, l'étude des parents, celle des descendances F_1, F_2, F_3 et celle des croisements de retour. Par suite de la lenteur de mise à fruit des plants de semis de vigne nous n'avons jamais pu disposer de toutes ces générations. Aussi, n'avons nous pu guère étudier que les relations physiologiques entre les gènes. Les résultats que nous avons d'ailleurs obtenus à cette occasion présentent un très grand intérêt pour l'amélioration de la résistance des vignes cultivées. Dans quelques cas cependant, nous avons également pu obtenir une évaluation approximative du nombre de « facteurs effectifs ».

Nous allons exposer maintenant les données générales sur lesquelles nous nous sommes basés pour effectuer l'étude des descendances des treize types de croisements entre espèces du genre Vitis que nous avons envisagés.

D'après les principes de la génétique biométrique (Le Roy Powers 1941, 1942 — K. Mather, 1949 — S. Wright, 1952) :

— si l'échelle utilisée pour la mesure d'un caractère quantitatif donné est convenable,

— s'il n'y a pas d'interactions entre gènes, c'est-à-dire si ces derniers ont un effet cumulatif de nature additive et s'il n'y a pas de phénomènes de dominance, les moyennes des distributions de fréquences des valeurs du caractère pour la génération F_1 et la génération F_2 doivent avoir des valeurs qui ne soient pas statistiquement différentes des valeurs théoriques obtenues en calculant les moyennes arithmétiques :

$$\bar{F}_1 \text{ théorique} = \frac{\bar{P}_1 \text{ observée} + \bar{P}_2 \text{ observée}}{2}$$

$$\bar{F}_2 \text{ théorique} = \frac{2\bar{F}_1 \text{ observée} + \bar{P}_1 \text{ observée} + \bar{P}_2 \text{ observée}}{4}$$

Dans ce cas, les moyennes (observées et théoriques) de la F_2 sont très voisines des moyennes correspondantes de la F_1.

D'une façon analogue les moyennes observées des croisements de retour ne doivent pas être statistiquement différentes des moyennes théoriques obtenues de la façon suivante :

$$\bar{B}_1 \text{ théorique} = \frac{\bar{F}_1 \text{ observée} + \bar{P}_1 \text{ observée}}{2}$$

$$\bar{B}_2 \text{ théorique} = \frac{\bar{F}_1 \text{ observée} + \bar{P}_2 \text{ observée}}{2}$$

Les comparaisons des moyennes observées avec les moyennes théoriques sont effectuées selon les procédés statistiques habituels (G. W. Snedecor, 1946 — A. Vessereau, 1949).

Quand les moyennes observées en F_1 et en F_2 diffèrent statistiquement des valeurs théoriques précédentes plusieurs cas se présentent :

— Ces moyennes observées ne sont pas différentes des moyennes théoriques géométriques obtenues de la façon suivante, en supposant que les effets des gènes sont *géométriquement cumulatifs* :

$$\bar{F}_1 \text{ théorique} = \sqrt{\bar{P}_1 \text{ observée} \times \bar{P}_2 \text{ observée}}$$

$$\text{ou } \bar{F}_1 \text{ théorique} = \text{antilog de } \frac{\log \bar{P}_1 \text{ obs.} + \log \bar{P}_2 \text{ obs.}}{2}$$

$$\bar{F}_2 \text{ théorique} = \text{antilog de } \frac{2 \log \bar{F}_1 \text{ obs.} + \log \bar{P}_1 \text{ obs.} + \log \bar{P}_2 \text{ obs.}}{4}$$

Dans ce cas, les moyennes observées de croisements de retour devront être une proche approximation des moyennes théoriques obtenues de la façon suivante :

$$\bar{B}_1 \text{ théorique} = \sqrt{\bar{F}_1 \text{ observée} \times \bar{P}_1 \text{ observée}}$$

$$\text{ou } \bar{B}_1 \text{ théorique} = \text{antilog de } \frac{\log \bar{F}_1 \text{ observée} + \log \bar{P}_1 \text{ observée}}{2}$$

Dans cette éventualité on considère que l'on a des phénomènes *d'interactions* entre les gènes tels qu'ils ont été définis par Le Roy Powers (1941).

— Les moyennes observées $\overline{F}_1$ et $\overline{F}_2$ peuvent être différentes à la fois des moyennes théoriques arithmétiques et des moyennes théoriques géométriques et dans ce cas il y a deux éventualités.

Si la moyenne de la F_1 est plus grande que celle du parent ayant la valeur la plus élevée du caractère, ou plus petite que celle du parent ayant la valeur la plus faible, on peut émettre l'hypothèse d'un phénomène d'*heterosis*. L'heterosis se retrouve également au moins dans un des croisements de retour, ce croisement étant celui qui met en œuvre le parent se rapprochant le plus de la moyenne $\overline{F}_1$. L'autre croisement de retour peut montrer ou ne pas montrer de l'heterosis, cela dépend de la différence qui existe entre les moyennes des deux parents. La moyenne de la F_2 se situe entre les moyennes des deux croisements de retour et est assez éloignée de la moyenne de la F_1.

La moyenne de la F_1 peut se situer entre les moyennes des deux parents. Dans ce cas, les valeurs moyennes observées F_1 et F_2 se situent plus près d'une des deux séries de valeurs théoriques (moyennes arithmétiques et géométriques), calculées comme il est indiqué plus haut. On peut essayer d'en déduire l'hypothèse du mode d'action des gènes : action cumulative de nature arithmétique ou de nature géométrique. Mais on doit faire l'hypothèse supplémentaire d'un phénomène de *dominance partielle*. Dans ce cas, la moyenne de chaque croisement de retour se situe entre la moyenne de la F_1 et la moyenne du parent qui intervient dans le croisement de retour. La moyenne de la F_2 se situe entre les moyennes des croisements de retour et elle se rapproche d'autant plus de la moyenne de la F_1 que le degré de dominance est moindre.

Il faut d'ailleurs signaler que des phénomènes de dominance peuvent exister dans des systèmes polygéniques sans que leur effet soit visible sur la moyenne des distributions. C'est le cas où les effets de gènes montrant la dominance de l'allèle — sont contrebalancés par les effets de gènes présentant la dominance de l'allèle +. Quand on constate des phénomènes de dominance, il est possible d'obtenir une estimation de la valeur de l'effet de dominance sur la moyenne de la F_1 en calculant la valeur du rapport suivant (« potence ratio » de Mather) :

$$\frac{\overline{F}_1 - M}{|P - M|}$$

où $\overline{F}_1$ est la valeur moyenne observée pour la génération F_1, M est la moyenne des valeurs des deux parents et P est la valeur du caractère chez l'un ou l'autre parent. Cette formule n'est applicable que si on suppose que les effets des locis se font sentir dans la même direction et que si les accroissements dus à la dominance des gènes ont le même signe et sont constants.

MATHER et WRIGHT ont montré comment il est possible d'analyser d'une façon plus poussée la variabilité de la valeur d'un caractère présentant une hérédité quantitative, variabilité qui intervient au cours des générations.

La méthode développée par MATHER est plus précise et plus complète que celle de WRIGHT. Celle de ce dernier auteur ne nécessite pas autant de générations. Les différences entre ces deux méthodes n'ont d'ailleurs pas d'incidence sur nos recherches puisque, par suite de l'absence de certaines générations, nous ne pouvons pas pousser l'analyse jusqu'au point où ces différences apparaissent vraiment notables.

Selon MATHER et WRIGHT la variance de la F_2 peut être considérée comme étant la somme de trois composantes :

1° Une partie non héréditaire résultant de l'action des facteurs du milieu (E).

2° Une partie héréditaire (D), qui est fixable au sens génétique du terme et qui dépend des différences existant entre l'expression moyenne du caractère considéré chez deux individus homozygotes pour chacune des paires de gènes intéressées .

3° Une partie héréditaire (H), non fixable et due aux différences existant entre la valeur du caractère chez des individus hétérozygotes et la moyenne des deux individus homozygotes correspondants ; la grandeur de cette partie de la variance dépend des relations de dominance qui existent entre les gènes.

MATHER a démontré que :

$$\text{variance } F_2 = 1/2\ D + 1/4\ H + E \quad (1).$$

Avec WRIGHT on peut supposer que la partie non héréditaire E de la variance est égale aux variances des parents ou à celle de la F_1 puisque, dans les trois cas, la variabilité du caractère quantitatif considéré est due à des facteurs autres que les facteurs génétiques. Le mieux, évidemment, est d'exprimer E par la moyenne des variances des parents et de la F_1.

A ce moment là on a à partir de (1) :

$$\text{variance } F_2 - \frac{(\text{variance } P_1 + \text{variance } P_2 + \text{variance } F_1)}{3} = 1/2\ D + 1/4\ H \quad (2)$$

Si les phénomènes de dominance n'existent pas ou sont négligeables on peut considérer que (2) = 1/2 D.

On peut alors utiliser la valeur trouvée pour D pour calculer le nombre d' « unités ou de facteurs effectifs » qui est donné par la formule suivante d'après MATHER et WRIGHT :

$$K_1 = \frac{\frac{(\bar{P}_1 - \bar{P}_2)^2}{2}}{D}$$

Celle-ci ne peut être appliquée que s'il n'y a pas de phénomènes de dominance, que si les allèles + des K gènes dont dépend le caractère quantitatif considéré sont concentrés chez un des deux parents et tous les allèles — chez l'autre, et enfin que si tous les gènes provoquent des augmentations ou des diminutions identiques de la valeur du caractère considéré.

Ce nombre de « facteurs effectifs » ne correspond pas exactement au nombre de gènes dont dépend le caractère considéré, mais au nombre d'unités en ségrégation, ces unités comprenant chacune un nombre variable de gènes.

C. — Étude de croisements.

Nous avons étudié d'une part des croisements entre l'espèce très sensible *V. vinifera* et des plantes résistantes, et d'autre part des croisements entre espèces résistantes.

Préalablement à l'exposé des résultats que nous avons obtenus nous voulons attirer l'attention sur certains points particuliers. En premier lieu, comme nous avons affaire à un matériel végétal hétérozygote, l'étude de l'hérédité d'un caractère nécessite avant tout l'examen de l'hétérogénéité génétique du matériel entrant dans les croisements. Pour cela nous avons réalisé l'inoculation des descendants issus d'autofécondation de variétés pour les espèces à fleurs physiologiquement hermaphrodites, et de descendants issus de croisements intervariétaux pour les espèces à fleurs physiologiquement unisexuées. Dans quelques rares cas cette étude de l'hétérogénéité génétique n'a pas été possible, nous avons alors adopté pour valeur de la résistance de l'espèce considérée le résultat de l'inoculation d'un certain nombre de feuilles d'une ou plusieurs variétés.

Pour tous les types de croisements que nous avons envisagés, nous n'avons pas toujours disposé du même nombre de générations. C'est ainsi que certains types de croisements ne comportent que l'étude du parent résistant et celle d'une ou de plusieurs descendances F_1. Ce sont là les types de croisements qui n'avaient jamais été effectués jusqu'à présent, ou qui n'existent pas à l'état de clones F_1 dans les collections de vignes de l'École Nationale d'Agriculture de Montpellier.

Pour d'autres types de croisements, en plus du parent résistant et d'une ou plusieurs F_1, nous avons pu observer une ou plusieurs F_2 et parfois des croisements de retour. Ce sont les types de croisements qui mettent en jeu avec *V. vinifera*, les espèces de Vitis américaines qui ont joué le rôle le plus important dans l'amélioration de la vigne en général. Il nous faut bien faire remarquer à ce sujet que les F_2 que nous avons observées ne résultent pas du semis intégral des F_1 que nous avons obtenues. En effet, il nous a été matériellement impossible d'attendre que ces plantes F_1

se soient mises à fruit pour que nous puissions semer leurs pépins. Les descendances F_2 que nous avons étudiées sont issues de l'autofécondation ou du croisement de certains clones F_1 qui ont été sélectionnés pour certaines de leurs caractéristiques par d'autres que nous et cela depuis souvent bien longtemps. Pour cette raison, nous avons été amené à utiliser lors du calcul des moyennes théoriques F_2, non pas la valeur de la moyenne observée des F_1 que nous avons réalisées, mais la valeur de la résistance de chaque clone F_1 sur lequel nous avons pratiqué l'autofécondation ; lorsque la F_2 a été obtenue par croisement de deux clones F_1 nous avons utilisé à la place du double de la moyenne de la F_1 la somme des valeurs de la résistance des deux clones considérés. Nous avons utilisé les mêmes valeurs lors du calcul des valeurs A et C des tests de MATHER permettant de juger la convenance de l'échelle. Nous voyons donc que par suite de la lenteur de la mise à fruit des plants de vigne issus de semis on ne peut assimiler exactement toutes nos descendances à celles que l'on met habituellement en œuvre dans les travaux d'hérédité quantitative concernant des êtres chez lesquels la multiplication sexuée intervient rapidement. Le cas particulier devant lequel nous nous trouvons est celui de tous les arbres fruitiers, mais nous n'avons pas connaissance de travaux où ce problème ait été déjà évoqué.

Enfin, il est des types de croisements pour lesquels nous ne disposons pas de générations F_2 obtenues à partir d'un ou plusieurs clones F_1 issus de travaux de sélection anciens.

Dans aucun cas nous n'avons eu des F_3.

Les descendances F_2 obtenues par autofécondation des clones F_1 ou par croisement de plantes unisexuées ont généralement comporté un nombre de plants variant entre 200 et 300. Les F_1 et les croisements de retour (B. C.) ont comporté un nombre de plants plus faible par suite des difficultés inhérentes à la réalisation des croisements sur les plantes hermaphrodites.

a) Croisements entre l'espèce très sensible V. vinifera et des plantes résistantes.

Nous envisagerons en premier lieu les résultats des croisements entre diverses espèces résistantes et l'espèce *V. vinifera* et ensuite les résultats du croisement d'un même clone résistant avec diverses variétés de *V. vinifera*.

L'examen de l'hétérogénéité génétique de chaque espèce résistante sera fait à l'occasion de chaque croisement dans lequel entre cette espèce. Pour l'espèce très sensible *V. vinifera* nous allons l'envisager à part, en raison de l'importance de ce problème du point de vue de ses conséquences pour l'amélioration de la résistance des vignes cultivées.

1° Hétérogénéité génétique de l'espèce V. vinifera en ce qui concerne les possibilités d'expansion du mycélium de Plasmopara viticola dans ses tissus

On dit couramment que l'espèce *V. vinifera* est très sensible au mildiou. Mais on reconnaît aussi qu'il y a chez elle des degrés dans la sensibilité. Ces différences peuvent-elles être attribuées à la présence ou à l'absence chez les variétés, d'allèles de résistance dont l'action se traduit par une limitation de l'expansion du mycélium? C'est là une question importante pour l'étude du mode de transmission héréditaire de ce caractère et surtout par les conséquences qu'elle peut avoir pour l'amélioration de la résistance au mildiou des vignes cultivées. A ce dernier point de vue il est en effet capital de savoir s'il existe chez *V. vinifera* des gènes de résistance qui peuvent permettre, uniquement à partir de cette espèce, l'obtention de plantes suffisamment résistantes pour :

— qu'il ne soit pas nécessaire de les protéger contre le *Plasmopara viticola* ;

— ou que tout au moins un nombre très réduit de traitements, préventifs des attaques du parasite, permette d'assurer la protection de ces plantes d'une façon satisfaisante?

En d'autres termes existe-t-il chez *V. vinifera* une résistance utilisable directement en agronomie sans qu'il soit besoin de faire appel à des gènes d'espèces résistantes, espèces dont les insuffisances du point de vue du rendement et de la qualité des produits apparaissent chez les plantes issues de croisements interspécifiques?

1. *Bibliographie.*

Plusieurs chercheurs se sont intéressés, en ce qui concerne la sensibilité au mildiou, à l'hétérogénéité variétale de *V. vinifera* et à l'hétérogénéité génétique de ses variétés. Pour cela ils ont d'une part examiné le comportement vis-à-vis du mildiou de nombreuses variétés de la vigne européenne, d'autre part ils ont observé la sensibilité des descendants issus d'autofécondations ou de croisements de variétés de *V. vinifera*.

Dès le début de l'intervention du *Plasmopara viticola*, on a dit que certaines variétés de *V. vinifera* étaient moins sensibles que d'autres, mais jamais au cours des années qui suivirent, l'une d'entre elles n'a présenté un intérêt agronomique spécial à ce point de vue.

Beaucoup plus tard, à la suite de semis massifs de pépins de variétés allemandes de *V. vinifera*, Scherz (1937) a prétendu avoir obtenu des plants résistants au mildiou mais il n'a pas précisé la classe de résistance à laquelle ils appartenaient. Il a signalé que la faculté de donner en autofécondation des plantes résistantes au mildiou était une caractéristique variétale de *V. vinifera*. Aucun des clones repérés par Scherz n'est passé depuis lors en culture.

Au cours de la dernière guerre, le même auteur (1943) a cru trouver, parmi les vignes temporairement incultes du no man's land franco-allemand, des mutants résistants au *Plasmopara viticola*. Pour les repérer, il s'était basé sur la supposition que les souches qui n'avaient pas été tuées en l'hiver, et qui débourraient normalement au printemps suivant la période d'inculture, étaient des souches qui avaient pu constituer des réserves suffisantes pour ne pas être tuées par les froids de l'hiver, parce que leurs feuilles n'avaient pas été détruites par le mildiou. Comme il n'y avait pas eu de traitements effectués contre le *Plasmopara*, SCHERZ en avait déduit que ces plantes présentaient donc une certaine résistance au champignon. Nous tenons à préciser à ce sujet, que, contrairement à ce qu'on peut penser, de telles conditions ne sont pas toujours très favorables pour les attaques du parasite ; en effet, nous pouvons dire, pour l'avoir observé nous-même, que la non culture des vignes (absence de taille, absence de façons culturales) les affaiblit considérablement ce qui rend leur végétation moins sensible au parasite et les fait paraître plus résistantes qu'elles ne sont en réalité. SCHERZ a vérifié la résistance des clones qu'il avait ainsi repérés, par des inoculations en serre et en couche. A la suite de cette épreuve certains se sont confirmés résistants tandis que d'autres apparurent sensibles. SCHERZ a prétendu à cette époque avoir obtenu ainsi des plantes dont la résistance correspondait aux classes 2 et 3 de l'échelle de notation utilisée par HUSFELD à Müncheberg. Mais aucun de ces clones n'a connu ensuite une utilisation agricole, ce qui n'aurait pourtant pas manqué de se produire si leur résistance avait été confirmée dans des essais culturaux.

HUSFELD (1953) a également signalé l'existence d'une moindre sensibilité chez des clones sélectionnés dans les variétés-populations de *V. vinifera*. C'est ainsi qu'il a déclaré détenir un mutant de la variété Riesling correspondant à la classe de résistance 3 de son échelle de notation, ce qui serait d'une importance économique considérable si cela se confirmait dans des conditions où le mildiou connaît une très grande virulence. Mais l'existence de ce clone n'a pas arrêté HUSFELD dans ses efforts de sélection à partir de descendants de croisements ayant mis en œuvre *V. vinifera* et l'espèce américaine résistante *V. riparia*, ce qui laisse penser que le clone de Riesling précédent ne constitue pas encore le *V. vinifera* résistant qui résoudrait bien des problèmes en viticulture.

Au Portugal, M. C. P. COUTINHO a comparé la sensibilité au mildiou d'une série de cépages de son pays. Il a établi un classement de ces variétés de *V. vinifera* en six groupes qui correspondent respectivement aux classes : 3 (groupes I, II), 4 (groupes III, IV), 5 (groupes V, VI) de son échelle générale de notation de la résistance.

Dans cette dernière, les plantes les plus résistantes du genre *Vitis*, c'est-à-dire selon COUTINHO celles qui présentent des petites atteintes

nécrotiques, correspondent à la classe 1. L'échelle générale de notation de la résistance utilisée par COUTINHO est moins sévère que la nôtre puisqu'il considère *V. rupestris* comme appartenant à la classe 1 alors que nous le notons III. De plus il donne à l'hybride interspécifique F_1 : 93-5 Couderc (*V. vinifera* var. Bourrisquou × *V. rupestris*) la note 2 alors que dans notre système de notation ce dernier reçoit la note IV. Donc nous pouvons en conclure que les variétés de *V. vinifera* qu'il considère comme les plus « résistantes », c'est-à-dire celles qui appartiennent à ses groupes I et II définis ci-dessus, sont plus sensibles au mildiou que les plantes auxquelles nous attribuons la note IV. La prétendue résistance observée chez *V. vinifera* par COUTINHO ne constitue en réalité que des degrés dans la grande sensibilité de cette espèce et il n'est pas possible d'accorder une grande valeur aux conclusions de cet auteur.

COUTINHO a également réalisé des croisements entre variétés de *V. vinifera* de sensibilité différente. Il prétend avoir obtenu des plants aussi résistants que son type de résistance I, c'est-à-dire que *V. rupestris*. Les croisements à l'occasion desquels il a trouvé les plantes résistantes mettaient en jeu des variétés de *V. vinifera* de sensibilité différente et pas uniquement des variétés qu'il a déclarées peu sensibles. De plus, les descendances issues de ces croisements ne comptaient qu'un nombre réduit de plants (de 7 à 68). Dans ces croisements il a constaté une manifestation de résistance au mildiou du même ordre que celle qu'il a observée dans des croisements mettant en œuvre des variétés de *V. vinifera* et :

— la variété I. S. A. n° 3 qu'il donne pour être une variété d'une espèce asiatique, mais qui d'après les photos de sa publication n'est autre que le *Vinifera* × *Labrusca* : Isabelle, d'origine américaine, et dont la résistance est III-IV d'après notre échelle de résistance ;

— un hybride indéterminé de Couderc qui toujours d'après les photos qu'il en donne paraît issu du croisement entre *V. vinifera* et *V. rupestris* et dont la classe de résistance est probablement IV ou, au mieux III.

En nous basant sur ce que nous avons vu lors de l'étude de la transmission héréditaire de la résistance à l'expansion du mycélium de *P. viticola*, il n'est guère possible, en croisant de telles plantes avec *V. vinifera*, d'obtenir mieux en ce qui concerne le comportement à l'égard du mildiou, que des plantes dont la résistance correspond à peu près à notre classe IV.

Cela est une raison de plus pour que nous ne considérions qu'avec une très grande circonspection les travaux de COUTINHO.

2. *Recherches personnelles.*

Nous avons de notre côté abordé ce problème au cours de ces dernières années, d'une part à l'occasion d'observations effectuées en col-

lections et d'autre part à l'occasion de semis de pépins issus d'autofécondations ou de fécondations libres de variétés de *V. vinifera*.

α) *Observations sur une collection de variétés de* V. vinifera.

Au cours du mois de juillet 1954, après l'intervention du mildiou, nous avons effectué une notation du développement du parasite sur le feuillage des variétés de *V. vinifera* des collections de l'École Nationale d'Agriculture de Montpellier. Nous avons pu constater qu'il était relativement facile de distinguer par leur très grande sensibilité un petit nombre de variétés. Lorsque le mildiou intervient notablement, ces variétés ont la majeure partie de leurs feuilles, de leurs rameaux, de leurs vrilles et de leurs fruits atteints par le parasite. Il est par contre plus difficile d'effectuer une distinction très nette entre les trois autres classes de sensibilité qui ont été établies ; cette distinction repose sur l'estimation faite à l'œil, du nombre de taches et de leur dimension.

La répartition des variétés que nous avons obtenues est la suivante :

— Classe des très sensibles : 1,6 p. 100 ;
exemples : Murette, Servan.

— Classes intermédiaires :
11,5 p. 100 ; exemple : Grenache ,
10,7 p. 100 ; exemples : Aramon, Valdiguier,

— Classe des moins sensibles : 76,2 p. 100 ;
exemple : Clairette.

On ne peut affirmer que ces différences soient dues à un phénomène de limitation de l'expansion du mycélium dans les tissus du même type que celui qu'on rencontre chez les espèces résistant au *Plasmopara viticola*. Il y a d'ailleurs des cas où on peut les attribuer à d'autres causes. Tout d'abord, les variétés qui présentent la plus grande sensibilité au mildiou sont souvent les plantes les plus vigoureuses et celles qui ont l'époque de maturité des baies la plus tardive ; autrement dit, ce sont les variétés chez lesquelles les barrières constituées par les tissus de soutien et les tissus ligneux des nervures des feuilles qui limitent l'expansion du mycélium, interviennent le plus tard pendant la période de végétation. Ensuite, les différences de sensibilité observées entre les variétés peuvent être dues à des différences dans la villosité du feuillage, les plantes à villosité importante étant moins sensibles que les autres.

Comme parmi les 1083 variétés examinées aucune ne peut se passer de traitements contre le mildiou, ces différences de sensibilité ne présentent pas directement un très grand intérêt surtout du point de vue agronomique. Il est néanmoins intéressant de savoir comment se comportent à l'égard du mildiou les descendants issus de l'autofécondation de ces variétés.

β) *Observations sur des semis de pépins de variétés de* V. vinifera.

Nous avons effectué des semis de pépins issus d'autofécondation de variétés de *V. vinifera*. Ces semis ont été faits en plein champ et l'infection des plants par le mildiou a été réalisée dans les mêmes conditions. Il n'était pas nécessaire dans ce cas de recourir à la technique fastidieuse de l'inoculation en boîte de Pétri, parce qu'on sait que chez *V. vinifera* il n'intervient pas dans les conditions de plein air des nécroses du limbe qui puissent vraiment fausser la notation de la résistance, et que la sensibilité de cette espèce est constante au cours de toute la durée du cycle végétatif.

La technique utilisée pour tester la résistance des plants de semis a été la suivante. Tous les semis ont été effectués en pleine terre au cours des mois d'avril et de mai. Les plants qui en sont issus ont été traités contre le mildiou à l'aide de Captane. Il s'agit là d'un produit organique de synthèse dont l'action fongicide persiste 20 jours environ. Les traitements ont eu lieu jusqu'à la fin du mois de juillet. A partir de ce moment-là, les plants étant assez développés, ils ont subi les attaques de mildiou de la fin de l'été et de l'automne, tout d'abord sur les feuilles formées après la fin des traitements au Captane et ensuite sur les feuilles qui portaient ce produit, lorsque ce dernier avait perdu son efficacité fongicide. Au mois d'octobre, on a noté le comportement des plants à l'égard du *Plasmopara viticola*.

— *Semis de pépins de l'autofécondation de 22 variétés.*

Des pépins provenant de l'autofécondation de diverses variétés de *V. vinifera* ont été semés en plein champ en 1957. Parmi celles-ci figuraient un certain nombre de variétés signalées par Scherz (1937) comme fournissant en autofécondation des plantes « résistantes » au mildiou. Il y figurait également des variétés que nous avions trouvées comme étant les moins sensibles en collection, comme par exemple la Clairette.

Les plants de semis obtenus ont été traités contre le mildiou comme on l'a indiqué ci-dessus. Ils n'étaient pratiquement plus protégés contre le mildiou à partir du mois de septembre. Ils ont alors subi trois attaques de mildiou durant ce mois. Au début du mois d'octobre on a noté leur sensibilité en se basant sur la proportion de feuillage détruit à ce moment-là. Cette destruction du feuillage, qui entraînait sa chute, se produisait sur les plants en allant de l'extrémité de leur tige vers le collet ; cela provenait du fait que les feuilles les plus jeunes étaient les plus sensibles au mildiou et que c'étaient également des feuilles qui n'avaient pas reçu de pulvérisations de produit fongicide.

Cette caractéristique de la défoliation nous a amené à distinguer les trois classes suivantes de sensibilité :

Classe A : en faisaient partie les plants qui avaient presque toutes

leurs feuilles surtout à l'extrémité de la tige ; ces feuilles présentaient cependant des atteintes de mildiou mais qui n'avaient pas encore amené leur chute (voir fig. 93).

Classe B : en faisaient partie les plants qui avaient perdu toutes les feuilles de l'extrémité et ne conservaient que les feuilles de la base (voir fig. 93).

Classe C : en faisaient partie les plants qui avaient subi une défoliation totale (voir fig. 93).

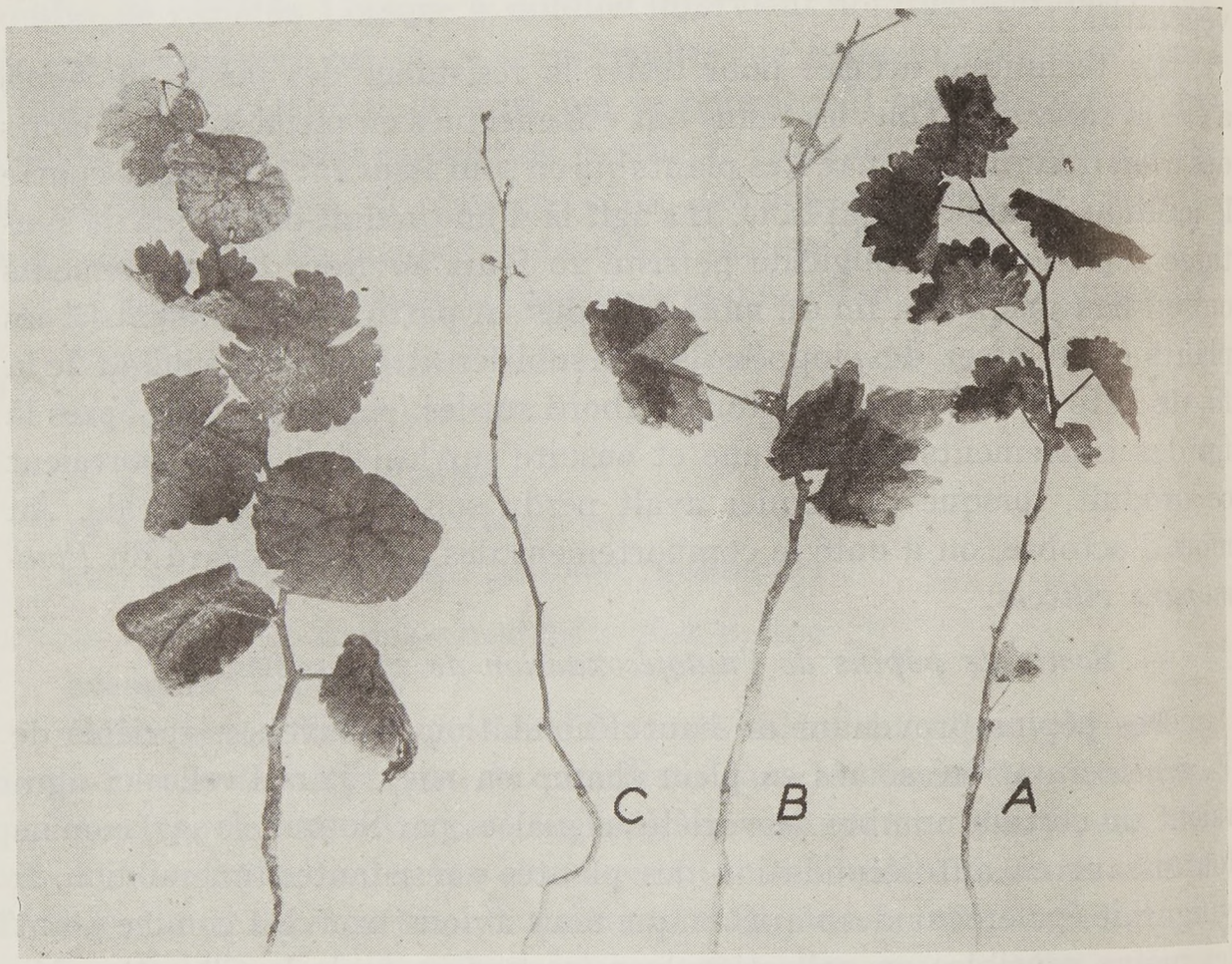


FIG. 93. — Classes A, B, C de sensibilité au *P. viticola* de plants de semis de *V. vinifera* infectés en plein champ. A gauche le plant indemne est atteint de flavescence.

A la fin du mois d'octobre, pratiquement tous les plants de semis avaient perdu toutes leurs feuilles mais, dans la plupart des descendances, il y avait quelques rares plants qui présentaient toutes leurs feuilles indemnes de mildiou (fig. 93). C'étaient là des plants anormaux du point de vue physiologique. En effet, dans tous les cas, une interruption annulaire du liber au niveau de leur collet, consécutive à la nécrose de ce liber, avait provoqué le phénomène de rougeau ou de flavescence sur leur feuillage, phénomène dont nous avons montré dans la première partie de notre travail qu'il pouvait être une cause accidentelle de résistance au mildiou. Dans les comptages ces plants ont évidemment été écartés.

Les résultats de la notation de la sensibilité au mildiou sont donnés dans le tableau XXXI.

Tableau XXXI

Comparaison de la sensibilité au mildiou des descendants issus de l'autofécondation de 22 variétés de V. vinifera.

Variétés et clones	Classes de sensibilité						χ^2	Signification au seuil 0,05 ($\chi^2_0 = 5{,}991$)
	A		B		C			
	f	o — *c*	*f*	o — *c*	*f*	o — *c*		
Jurançon blanc	8		67		158		2,636	N. S.
Clairette	25	+	52	—	201	+	80,687	S.
Ugni blanc	3	—	90	—	280	+	7,509	S.
Muscat de Frontignan		—	5	—	120	+	42,486	S.
Sémillon	20	+	78	+	36	—	256,026	S.
Chasselas	5		54		143		0,710	N. S.
Syrah	5	—	43	—	320	+	55,698	S.
Pinot franc	4	—	94	—	346	+	16,920	S.
Gamay noir	1	—	112	—	308	+	8,210	S.
Gamay Fréau	4		158		373		4,102	N. S.
Sauvignon		—	23	—	93	+	7,692	S.
Poulsard	1	—	40	—	471	+	126,233	S.
Malbec	3	—	147	+	196	—	31,635	S.
Bouchalès	2		66		170		1,840	N. S.
Folle blanche	11	—	222	+	280	—	51,880	S.
Piquepoul	5		100		305		5,803	N. S.
Chardonnay	1	—	68	—	378	+	51,637	S.
Chenin	2	—	146	+	288	—	8,649	S.
Bouquettraube (coll. E. N. A. M. IX A. 9).			31		62		2,510	N. S.
Bouquettraube (cl. 28101).	10	+	175	+	109	—	46,829	S.
Bouquettraube (cl. 28102).	11	+	156	+	76	—	113,290	S.
Heunisch rouge (cl. 157501).	1		14		26		0,615	N. S.
Trollinger (cl. 76601)	1		13		28		0,128	N. S.
Trollinger (cl. 76604)	9	+	51	+	20	—	91,109	S.
Velteliner (cl. 28503)	5	+	16	+	4	—	62,289	S.
Velteliner (cl. 28404)		—	4	—	36	+	8,291	S.
Total	137		2 025		4 827			

N. S. = non significatif.
S. = significatif.
f = fréquences.

Pour un certain nombre de descendances nous n'avons pu disposer que d'un nombre réduit de plants parce que les souches sur lesquelles nous avons effectué les autofécondations étaient peu nombreuses et trop jeunes pour donner beaucoup de grappes.

Pour comparer rationnellement la répartition en classes A, B, C, des plants issus des diverses variétés, nous avons calculé à l'aide du test χ^2 la probabilité d'ajustement de chacune des descendances avec la distribution totale des 26 autofécondations. Les résultats sont donnés dans le tableau XXXI. On voit qu'en comparant les différents χ^2 partiels trouvés pour chaque autofécondation, à la limite $\chi^2_0 = 5{,}991$, correspondant à $P = 0{,}05$ pour 2 degrés de liberté, il y a huit cas où la répar-

tition des plants en classes de résistance n'est pas significativement différente de la distribution totale et il y a dix-huit cas où elle l'est.

Il est intéressant de connaître parmi ces 18 autofécondations celles dont les plants présentent la moindre sensibilité. Pour les déterminer, on peut utiliser les effectifs théoriques trouvés lors du calcul des valeurs de χ^2. Nous avons porté dans le tableau XXXI le signe de la différence : nombre de plants observé (o) — nombre de plants calculé (c), pour chaque classe de résistance des descendances différentes de la distribution totale. Les descendances qui présentent le moins de sensibilité sont celles qui ont un signe + pour la classe A.

Ce sont d'une part la Clairette et le Sémillon et d'autre part les Bouquettraube 28101 et 28102, le Trollinger 76604 et le Velteliner 28503.

Nous voyons donc que les variétés favorables à l'apparition de plantes moins sensibles au mildiou citées par SCHERZ, présentent aussi une moindre sensibilité dans nos observations. Mais ce que cet auteur a appelé résistance ne nous paraît être jusqu'à présent qu'un degré dans la sensibilité. En effet, tous les plants de semis physiologiquement normaux présentaient des feuilles bien atteintes par le mildiou, et auraient nécessité des traitements s'ils avaient été mis en culture.

En ce qui concerne la sensibilité au mildiou, on peut dire que dans les descendances des 22 variétés précédentes tous les plants de semis correspondaient, à très peu de chose près, à la classe V de l'échelle de notation générale que nous avons définie.

— *Semis d'autofécondations et de fécondations libres des variétés de* V. vinifera : *Aramon, Carignan, Clairette.*

Les nombres de pépins sur lesquels nous avons effectué les observations précédentes sont trop faibles pour qu'on puisse se rendre compte si certaines constitutions génétiques extrêmement rares ne sont pas susceptibles de présenter une résistance nettement supérieure à la moindre sensibilité jusqu'à présent constatée. C'est la raison pour laquelle nous avons effectué des semis de nombreux pépins de trois variétés : Aramon, Carignan et Clairette.

Nous venons de voir que les descendants issus de l'autofécondation de cette dernière variété présentaient une moindre sensibilité très nette. Ces pépins provenaient soit d'autofécondation (Aramon, Carignan, Clairette), soit de fécondation libre (Clairette). Dans ce dernier cas, on s'était contenté de récolter des pépins fécondés librement pour éviter l'important travail d'ensachage des grappes que nécessite l'autofécondation, et qui limite ainsi le nombre de pépins sur lequel on peut opérer. On peut dire que cette fécondation libre revenait en fait à une autofécondation. Tout d'abord parce que la variété Clairette a des fleurs hermaphrodites et que dans ces conditions le pourcentage de fécondation croisée est très

faible. Ensuite parce que les grappes qui ont fourni les pépins ont été prélevées dans des parcelles constituées par des souches de la même variété qui, étant établies dans un sol sableux, n'étaient pas greffées. Le risque d'hybridations accidentelles avec du pollen d'autres variétés de *V. vinifera*, ou avec le pollen de fleurs portées par des repousses de porte-greffes, était donc réduit à la seule intervention de pollen transporté par le vent à partir de parcelles plus ou moins éloignées. Lorsque nous avons observé la résistance et la sensibilité des plantes issues des pépins, nous avons toujours vérifié, en nous basant sur les caractères morphologiques du feuillage, que les plantes moins sensibles apparaissant dans les descendances ne résultent pas du croisement de la variété Clairette avec un hybride de vignes américaines résistant (hybride producteur, porte-greffe,) par suite de l'intervention de pollen transporté par le vent.

Nos premières observations ont été effectuées en 1956. Elles ont été réalisées sur des plants de semis issus de l'autofécondation des deux variétés Carignan et Clairette. Ces plants âgés de 2 ans avaient poussé la première année en serre ; au début de la deuxième année ils avaient été établis en pépinière en plein air. C'est dans ces dernières conditions qu'ont eu lieu les observations que nous rapportons ci-après. Les plants n'ont reçu en pépinière aucun traitement contre le mildiou. En 1956, le mildiou s'est développé dans notre pépinière de l'École Nationale d'Agriculture de Montpellier, surtout au cours de l'été et en automne.

Nous avons constaté que dans leur ensemble les plants de l'autofécondation de Carignan ont perdu plus rapidement leurs feuilles sous l'action du mildiou que les plants qui provenaient de l'autofécondation de Clairette. Au début du mois d'octobre, tous les plants issus de l'autofécondation de Carignan avaient leurs feuilles entièrement détruites par le mildiou. Les plants issus de l'autofécondation de Clairette présentaient des feuilles à peine un peu moins atteintes. Dans les deux cas, les plants avaient une sensibilité qui correspondait à la classe V de l'échelle de notation de la résistance et de la sensibilité au mildiou que nous avons définie dans la première partie de notre travail.

Cependant, parmi les plants provenant de l'autofécondation de la variété *Clairette*, l'un d'eux présentait des atteintes de mildiou nettement moins importantes. On peut dire qu'il montrait une résistance du type IV. A ce moment-là, ce plant se distinguait par la présence de tout son feuillage, alors que les autres plants de la même descendance en avaient perdu une grande partie. Une observation plus précise permettait de constater que sur les feuilles de ce plant plus résistant les taches de mildiou étaient d'étendue plus réduite.

En 1957, ce plant a été multiplié en serre dans le but d'éviter un accident qui aurait pu amener sa perte. Nous avons pu comparer sa « résistance » au mildiou à la sensibilité d'une variété de *V. vinifera* cul-

tivée en pot et en serre dans les mêmes conditions. Il s'agissait de la variété *Xinisteri* provenant de l'île de Chypre. Des feuilles des deux plantes ont été isolées en survie en boîte de Pétri et ensuite elles ont été inoculées par le mildiou. Comme on peut s'en rendre compte sur les figures 94 et 95, la feuille du plant issu de l'autofécondation de Clairette présente nettement moins de sporangiophores que la feuille de la variété cypriote. D'après les résultats de cette inoculation, on peut dire que le type de

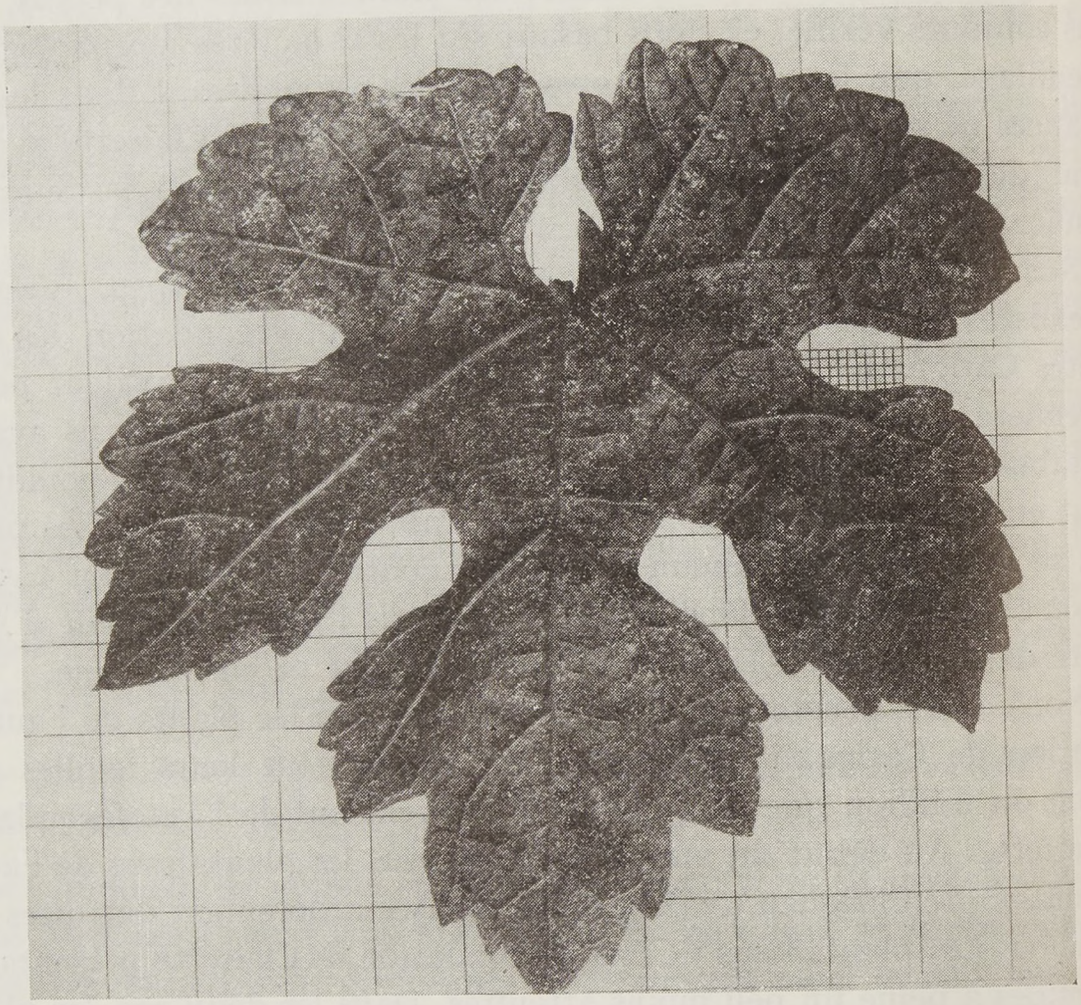


FIG. 94. — Feuille d'un plant de semis issu de l'autofécondation de *V. vinifera* var. Clairette infectée par le *P. viticola* en boîte de Pétri. La comparaison de l'émission de sporangiophores avec celle de la feuille de la figure 95 montre que ce plant est doté d'une certaine résistance au mildiou.

résistance présenté par le plant issu de semis est intermédiaire entre le type III et le type IV de notre échelle générale de notation de la résistance. Ce plant, qui apparemment est obtenu uniquement à partir de *V. vinifera*, paraît donc avoir une sensibilité au mildiou bien moindre que celle qui est habituellement présentée par cette espèce.

Nous avons également effectué des observations au cours de l'année 1957 sur des semis importants de pépins résultant de :

— l'autofécondation des variétés Aramon et Carignan,

— la fécondation libre de la variété Clairette.

Les pépins ont été semés en avril en pleine terre et ensuite ils ont reçu des traitements contre le mildiou à base de Captane jusqu'à fin juil-

let. Durant le mois de septembre et le mois d'octobre ils ont subi 4 attaques de mildiou : les 3, 20, 26 septembre et le 9 octobre.

Comme nous l'avions constaté l'année précédente, les plantes issues de l'autofécondation de Carignan ont dans leur ensemble perdu plus rapidement leurs feuilles que les plantes issues de la fécondation libre de Clairette. Les plantes provenant de l'autofécondation d'Aramon présentaient une sensibilité intermédiaire.

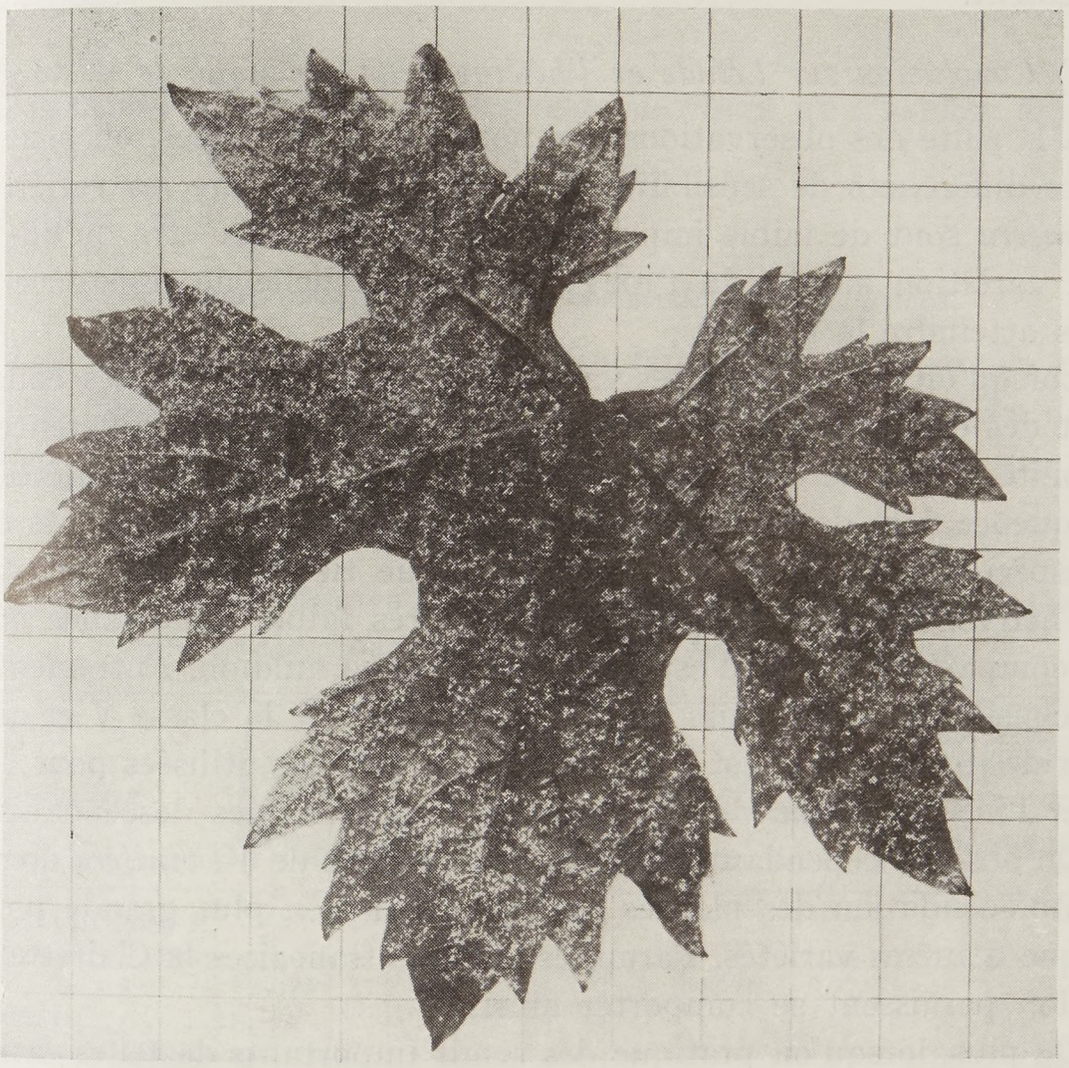


FIG. 95. — Feuille d'une bouture d'une variété cypriote de *V. vinifera* sensible au mildiou, infectée par le *P. viticola* en boîte de Pétri.

Le 3 octobre on a noté les plantes ayant conservé toutes leurs feuilles; le 8 octobre on a noté les plantes qui présentaient la plus grande partie de leurs feuilles ; enfin le 23 octobre on a noté les plantes qui présentaient encore des feuilles sur leurs tiges.

Les résultats sont les suivants :

— sur 53.000 plants suffisamment développés issus de 660.000 pépins provenant de fécondation libre de Clairette, on a repéré, aux dates ci-dessous, les nombres de plants suivants :

3 octobre = 86 plants soit 1,62 p. 1 000,
8 octobre = 25 plants soit 0,47 p. 1 000,
23 octobre = 5 plants soit 0,09 p. 1 000.

— sur 2 000 plants provenant d'un semis de 70 000 pépins de Carignan autofécondé et 1 000 plants provenant de 6 000 pépins d'Aramon autofécondé, dès le 3 octobre il n'y avait pas de plant qui puisse être remarqué pour sa moindre sensibilité au mildiou.

L'observation du comportement à l'égard du mildiou, des plants repérés aux dates ci-dessus comme moins sensibles au *P. viticola*, devra continuer au cours des années prochaines afin qu'on puisse le déterminer exactement.

γ) *Conclusion sur l'étude de l'hétérogénéité génétique de* V. vinifera.

A la suite des observations que nous avons effectuées, on peut dire que les différences de sensibilité que l'on observe entre les variétés de *V. vinifera* sont de faible importance et ne paraissent être qu'une très légère variation autour du type V de notre échelle de résistance sans jamais atteindre le type IV.

Lorsqu'on autoféconde ces variétés on constate que les descendants, à part des exceptions extrêmement rares, présentent des différences de sensibilité du même ordre que celles qui existent entre ces variétés. En conséquence, lors de l'interprétation des résultats de croisements entre une espèce résistante et *V. vinifera* nous ne tiendrons pas compte de cette hétérogénéité génétique qui est de très faible importance quand on la compare avec celle d'espèces résistantes au mildiou. Autrement dit, nous considérerons toujours que *V. vinifera* est de la classe V et que la valeur de sa sensibilité est de 7,93 dans les échelles utilisées pour l'analyse et l'interprétation des résultats de l'infection des descendances.

On observe cependant que certaines variétés de *V. vinifera* donnent en autofécondation des plantes moins sensibles en plus grande proportion que d'autres variétés. Parmi les variétés françaises la Clairette et le Sémillon paraissent se comporter ainsi.

De plus, lorsqu'on pratique des semis importants de telles variétés, et qu'on prend le soin d'éliminer les plantes physiologiquement anormales à la suite d'accident de rougeau et de flavescence, il est possible de sélectionner une très faible proportion d'individus les moins sensibles au mildiou, et dont il est très intéressant de déterminer exactement le comportement vis-à-vis du *Plasmopara viticola*.

Dans un cas d'autofécondation de Clairette, nous avons pu ainsi obtenir un individu qui paraît doté d'une certaine résistance (type III-IV).

Lors de la recherche de telles constitutions génétiques extrêmement rares, la pratique de l'autofécondation chez des variétés comme la Clairette, pratique qui permet de travailler facilement sur des nombres d'individus importants, présente par contre le grave inconvénient de provoquer un effet d'inbreeding très marqué sur de nombreux plants. Pour

éviter cela, il semble que l'on ait intérêt à effectuer des croisements entre des variétés donnant une proportion élevée de plantes moins sensibles en autofécondation, comme la Clairette et le Sémillon par exemple, à condition évidemment qu'on ne soit pas trop limité par les difficultés matérielles de réalisation du travail d'hybridation. De ces diverses façons, et après plusieurs générations, l'obtention de plantes ayant une résistance intéressante en viticulture, loin d'être probable n'est peut être pas impossible.

2° Croisements entre une espèce résistante et l'espèce sensible V. vinifera.

V. vinifera. × *V. riparia*

Caractéristiques des parents et des descendances.

Les distributions de fréquences se rapportant aux parents et aux diverses descendances issues de leur croisement sont données dans le tableau XXXII et sur la figure 96.

Tableau XXXII

Transmission héréditaire de la résistance à l'expansion du mycélium dans le cas du croisement V. vinifera × V. riparia.

Descendance	Génération	Classes de résistance						Moyenne observée	Moyennes théoriques		Variance
		O 0	I 1	II 2	III 4,24	IV 5,74	V 7,93		Arith.	Géom.	
V. riparia var. Gloire × *V. riparia* var. sericea	P_r	24	35	3				0,661 ± 0,072			0,326
V. vinifera	P_v						×	7,93			
Moyenne des 2 parents.	M								4,295	2,889	
V. vinifera var. Gamay × *V. riparia* var. Gloire.	F_1				2			4,24			
Autof. de 595 Oberlin (Riparia × Gamay).	F_2	1	30	53	119	65	16	4,015 ± 0,108	3,894	2,827	3,352
Autof. de Baco 1 (Folle Blanche × Riparia) ..	F_2		8	14	100	108	71	5,458 ± 0,104	5,017	3,625	3,057
Autof. de 208 G. (Trollinger × Riparia) ...	F_2		6	16	109	109	31	5,061 ± 0,092	4,517	3,215	2,325
Autof. de 43 G. (Chasselas × Riparia)	F_2	2	30	70	132	52	5	3,669 ± 0,096	4,267	3,115	2,732

L'hétérogénéité génétique du parent *V. riparia* a été déterminée par l'inoculation des descendants du croisement intervariétal : *V. riparia* var. Gloire de Montpellier × *V. riparia* var. sericea.

Sur le graphique établi d'après les pourcentages, les parties en pointillé correspondent aux plants présentant des réactions nécrotiques sto-

matiques. Les parties en blanc correspondent aux plants sur les feuilles desquels il n'apparaît pas de réactions nécrotiques stomatiques au cours de l'infection. Nous voyons qu'en F_2 il y a des plants très résistants sans réactions nécrotiques stomatiques, ce qui confirme bien que ces dernières ne constituent pas toujours une cause de résistance.

Les caractéristiques biométriques des diverses descendances sont également données dans le tableau XXXII.

Pour calculer les moyennes théoriques F_2, nous avons pris comme valeur moyenne observée de la F_1, les valeurs de la résistance des clones F_1

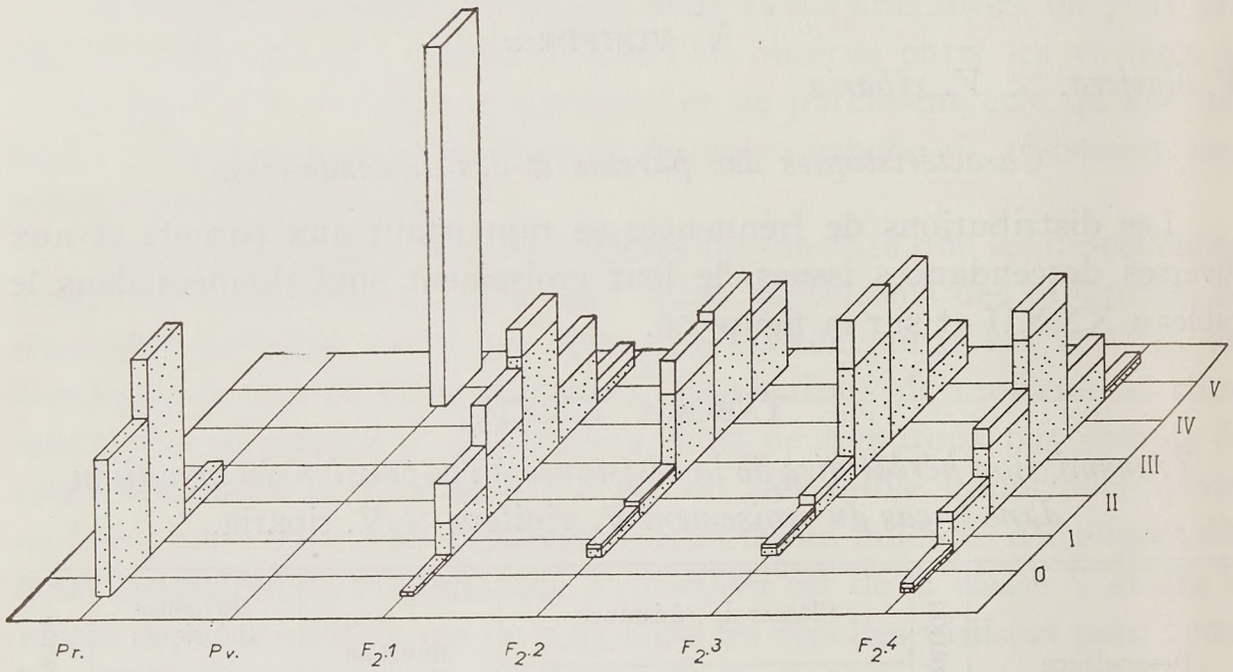


FIG. 96. — Transmission héréditaire de la capacité de réaction nécrotique au stomate (pointillé) et de la résistance à l'expansion du mycélium de *P. viticola* dans les tissus, lors du croisement *V. vinifera* × *V. riparia*.

déterminée en boîte de Pétri lors de l'inoculation d'un certain nombre de feuilles de chacun de ces clones. Ces valeurs sont les suivantes :

595 Oberlin (*V. riparia* × *V. vinifera* var. Gamay) = 3,493.
Baco 1 (*V. vinifera* var. Folle Blanche × *V. riparia*) = 5,74.
208 Geisenheim (*V. vinifera* var. Trollinger × *V. riparia*) = 4,74.
43 Geisenheim (*V. vinifera* var. Chasselas × *V. riparia*) = 4,24.

Valeur de l'échelle utilisée.

Pour savoir si les effets géniques sont additifs, on peut appliquer le test C de MATHER en prenant pour valeur de la moyenne F_1, la valeur de la résistance de chaque clone F_1. La valeur obtenue pour l'erreur est sous-estimée puisqu'on ne tient pas compte pour la calculer de la variance de la moyenne de la F_1 et de celle du parent *V. vinifera*. Malgré cette approximation, nous pensons que le test garde tout de même une certaine valeur.

Pour 595 O. $C = 0{,}483 \pm 7{,}345$.
Pour Baco 1 $C = 1{,}761 \pm 7{,}016$.
Pour 208 G. $C = 2{,}173 \pm 6{,}125$.
Pour 43 G. $C = -2{,}395 \pm 6{,}635$.

L'échelle convient donc dans tous les cas.

Il n'est pas possible de tester l'indépendance des effets des facteurs non héréditaires des effets du génotype, parce que les données de la F_1 sont en nombre insuffisant.

Relations physiologiques entre les gènes.

Mode d'action des gènes : Si on compare les moyennes observées de la F_1 et des F_2 avec les moyennes théoriques (arithmétique et géométrique) correspondantes, on se rend compte que les effets cumulatifs des gènes sont de nature arithmétique.

Phénomènes de dominance : Dans le cas du croisement Gamay × *V. riparia* il n'y a pas de phénomènes de dominance, les moyennes observées F_1 et F_2 n'étant pas significativement différentes des moyennes théoriques correspondantes.

Par contre, il semble que dans le cas du Baco 1 et du 208 G. il y ait un phénomène de dominance partielle de la part des gènes de sensibilité des variétés de *V. vinifera* parentes : Folle blanche et Trollinger.

Des constatations identiques ont été effectuées lors de l'infection en plein champ des mêmes clones F_1 et des descendances F_2 qu'ils ont permis d'obtenir.

Nombre d'unités effectives en ségrégation.

On ne peut guère appliquer la formule de MATHER permettant d'obtenir la valeur F_1 que dans le cas du 595 Oberlin, puisqu'apparemment il n'y a pas de phénomène de dominance. Cette application ne peut être effectuée que si on suppose que tous les allèles de résistance sont concentrés chez *V. riparia* et que tous les allèles de sensibilité sont chez *V. vinifera*, ce qui paraît très vraisemblable.

On trouve alors que : $K_1 = 2{,}1$.

V. vinifera × *V. rupestris.*

Caractéristiques des parents et des descendances.

Les distributions de fréquences correspondant aux diverses descendances sont données dans le tableau XXXIII et la figure 97. Sur ce graphique, la descendance F_2 représentée d'après les pourcentages de plants présentant des réactions nécrotiques aux stomates (pointillé) ou n'en présentant pas (blanc), montre comme celles du croisement interspécifique précédent et comme celles des suivants, qu'il existe des plantes résistantes n'ayant pas de réactions nécrotiques. Cela confirme

encore l'existence d'une cause de résistance autre que la nécrose stomatique.

Les caractéristiques biométriques relatives à ce type de croisement sont données dans le tableau XXXIII.

La valeur de la sensibilité au mildiou du 1202 Couderc est de 5,74 dans l'échelle utilisée.

Valeur de l'échelle utilisée.

Avec les mêmes approximations que précédemment, il est possible de trouver une valeur des termes A et C définis par MATHER :

$$A = -0{,}918 \pm 4{,}306$$
$$C = -1{,}054 \pm 4{,}576$$

On constate donc que l'échelle convient.

Dans le cas de ce croisement interspécifique, on peut tester l'indépendance des effets des facteurs non héréditaires et des effets du géno-

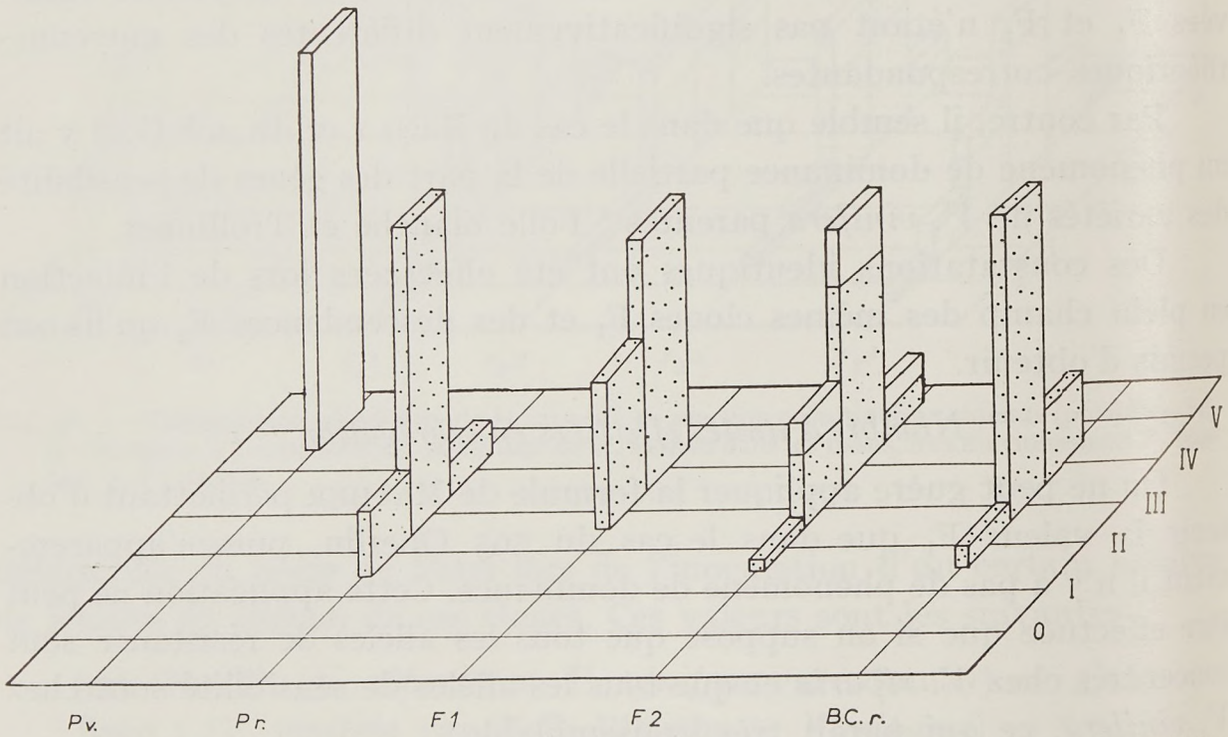


FIG. 97. — Transmission héréditaire de la capacité de réaction nécrotique au stomate (pointillé) et de la résistance à l'expansion du mycélium de *P. viticola* dans les tissus, lors du croisement *V. vinifera* × *V. rupestris*.

type. La comparaison des variances du parent *V. rupestris* et de la F_1 montre qu'il n'y a pas de différences significatives entre elles : la valeur du rapport est de 1,702 tandis que la valeur lue dans la table de Snedecor est comprise entre 1,96 et 2,00. L'échelle est donc aussi satisfaisante à ce point de vue.

Relations physiologiques entre les gènes.

Mode d'action des gènes : La comparaison des moyennes observées et théoriques (arithmétiques et géométriques) pour la F_1, la F_2 et le croi-

Tableau XXXIII

Transmission héréditaire de la résistance à l'expansion du mycélium dans le cas du croisement V. vinifera × V. rupestris

Descendance	Génération	Classes de résistance						Moyenne observée	Moyennes théoriques		Variance
		O 0	I 1	II 2	III 4,24	IV 5,74	V 7,93		Arith.	Géom.	
V. rupestris var. du Lot × *V. rupestris* var. de Serres	Pr			11	51	5		3,984 ± 0,118			0,940
V. vinifera	Pv						×	7,93			
Moyenne des 2 parents	M								5,957	5,620	
V. vinifera var. Mourvèdre × *V. rupestris* var. du Lot	F_1				7	12		5,187 ± 0,170			0,552
Autof. de 1 202 C. (Mourvèdre × Rupestris var. Martin)	F_2			1	73	158	33	5,585 ± 0,068	5,848	5,680	1,250
1 202 C × *V. rupestris*	B. C. r			7	118	27		4,403 ± 0,063	4,862	4,782	0,608

Tableau XXXIV

Transmission héréditaire de la résistance à l'expansion du mycélium dans le cas du croisement V. æstivalis × V. vinifera.

Descendance	Génération	Classes de résistance						Moyenne observée	Moyennes théoriques		Variance
		O 0	I 1	II 2	III 4,24	IV 5,74	V 7,93		Arith.	Géom.	
V. aestivalis var. Spaunhorst × *V. aestivalis* var. nº 2	Pa	6	4					0,400 ± 0,163			0,266
V. vinifera	Pv						×	7,93			
Moyenne des 2 parents	M								4,165	1,781	
V. aestivalis var. Spaunhorst × *V. vinifera* var. Grenache	F_1		2	8	17	6	1	3,895 ± 0,273			2,552
V. aestivalis var. Spaunhorst × *V. vinifera* var. Cinsaut.	F_1			3	26	5		4,262 ± 0,153			0,796

sement de retour permet de faire l'hypothèse d'une action cumulative des gènes de nature géométrique.

Phénomènes de dominance : La comparaison de la moyenne observée F_1 avec la moyenne théorique géométrique correspondante, permet de faire l'hypothèse d'un phénomène de dominance partielle de la part des gènes de résistance de *V. rupestris*. La valeur du rapport défini par MATHER (« potence ratio ») est de — 0,187.

Cette dominance partielle qui se retrouve dans le croisement de retour est très peu marquée. Elle n'apparaît pas en F_2.

Nombre d'unités effectives en ségrégation.

Puisqu'il n'y a pas de phénomène de dominance apparent en F_2 on peut calculer à titre indicatif le terme K_1 de MATHER. Pour exprimer la partie non héritable E de la variance de la F_2, on a pris la moyenne des valeurs de la variance du parent *V. rupestris* et de la F_1.

On trouve que $K_1 = 3,8$.

V. aestivalis × *V. vinifera.*

Caractéristiques des parents et des descendances.

Elles sont données dans le tableau XXXIV et la figure 98.

Dans ce cas nous avons seulement disposé de celles du parent *V. aestivalis* et de deux F_1.

Valeur de l'échelle utilisée.

On ne peut que tester l'indépendance des effets des facteurs non héréditaires de ceux des gènes. Pour cela on compare les variances du parent *V. aestivalis* et des F_1. Ces variances sont significativement différentes. L'échelle n'est donc pas aussi satisfaisante qu'il le faudrait.

Relations physiologiques entre les gènes.

Mode d'action des gènes : En comparant dans le tableau XXXIV les moyennes observées des deux F_1 aux moyennes théoriques (arithmétique et géométrique) des deux parents, il apparaît que les gènes ont une action cumulative de nature arithmétique.

Phénomènes de dominance : La comparaison des moyennes observées F_1, avec les moyennes théoriques arithmétiques correspondantes, montre qu'il n'y a pas de différences significatives entre elles. Il n'y a donc aucun phénomène de dominance partielle.

Dans le tableau XXXV nous donnons les résultats de la notation de la sensibilité au mois de juillet des mêmes plantes établies l'année suivante en pépinière. Les caractéristiques ont été calculées à l'aide de l'échelle correspondante, après transformation en prenant la racine carrée des nombres caractérisant chaque classe.

TABLEAU XXXV. — *Transmission héréditaire de la résistance à l'expansion du mycélium dans le cas du croisement* V. aestivalis × V. vinifera.

Descendance	Génération	Classes de résistance						Moyenne observée	Moyennes théoriques		Variance
		0 0	I 0,48	2 1,30	3 2,45	4 5,27	5 7,93		Arith.	Géom.	
V. aestivalis var. Spaunhorst × *V. aestivalis* var. n° 2	Pa			2				1,30			
V. vinifera	Pv						×	7,93			
Moyenne des 2 parents	M								4,615	3,210	
V. aestivalis var. Spaunhorst × *V. vinifera* var. Grenache	F_1				3	35		5,047 ± 0,124			0,593
V. aestivalis var. Spaunhorst × *V. vinifera* var. Cinsaut	F_1				13	23	2	4,445 ± 0,255			2,478

TABLEAU XXXVI. — *Transmission héréditaire de la résistance à l'expansion du mycélium dans le cas du croisement* V. Labrusca × V. vinifera.

Descendance	Génération	Classes de résistance						Moyenne observée	Moyennes théoriques		Variance
		O 0	I 1	II 2	III 4,24	IV 5,74	V 7,93		Arith.	Géom.	
V. Labrusca	Pl		×	×				1,5			
V. vinifera	Pv							7,93			
Moyenne des 2 parents	M								4,715	3,448	
Autof. de Triumph (Concord × Chasselas)	F_2				30	115	17	5,692 ± 0,075	5,227	4,449	0,923
Autof. d'Isabelle (Labrusca × Vinifera)	F_2			2	14	15	3	5,095 ± 0,230	4,852	4,148	1,810

On constate que dans ce cas également le mode d'action cumulative des gènes est de nature arithmétique.

Il apparaît, par contre, un phénomène de dominance partielle des gènes de sensibilité de la variété Grenache de *V. vinifera* sur les gènes de résistance de *V. aestivalis* var. Spaunhorst. La valeur du rapport de MATHER (« potence ratio ») est de 0,130.

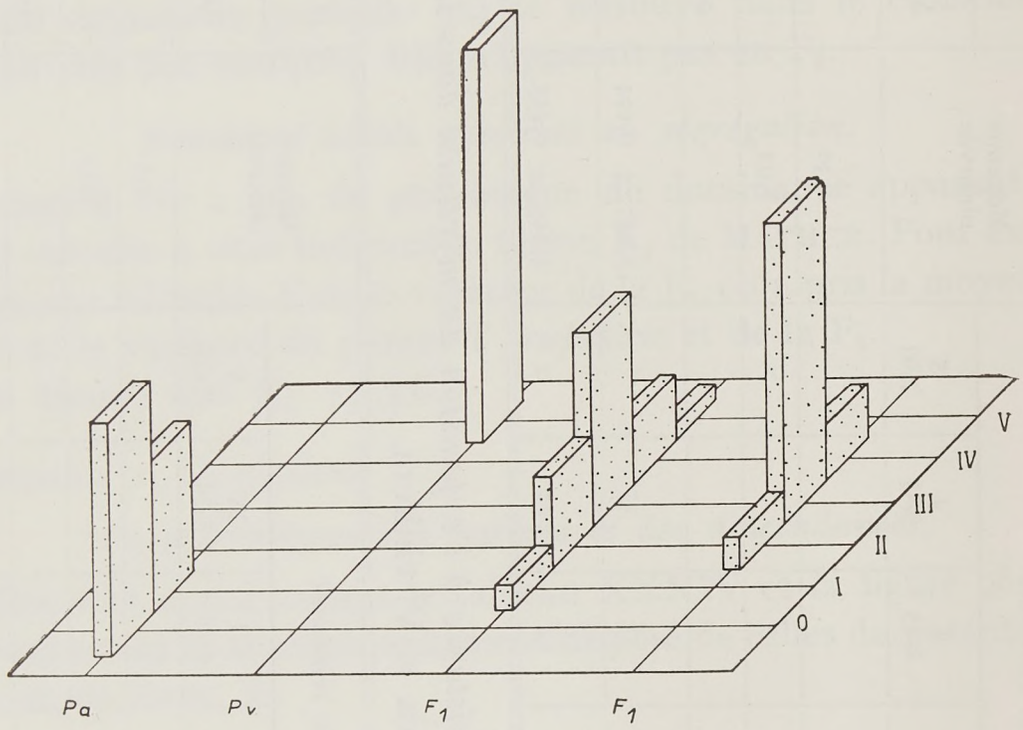


FIG. 98. — Transmission héréditaire de la capacité de réaction nécrotique au stomate (pointillé) et de la résistance à l'expansion du mycélium de *P. viticola* dans les tissus, lors du croisement *V. aestivalis* × *V. vinifera*.

V. Labrusca × *V. vinifera*

Caractéristiques des parents et des descendances.

Elles sont données dans le tableau XXXVI et la figure 99.

La valeur de la sensibilité du parent *V. Labrusca* a été trouvée égale à 1,5 après l'inoculation en boîte de Pétri de feuilles de variétés présumées pures.

La valeur de la sensibilité du clone *Triumph* est de 5,74 et celle du clone *Isabelle* est de 4,99.

Dans le tableau XXXVI l'autofécondation de ce dernier clone est considérée comme étant une F_2. En effet, si jusqu'à présent on avait considéré l'*Isabelle* comme une variété de *V. Labrusca*, nous avons constaté qu'elle présente en autofécondation, une disjonction de trois plantes avec réactions nécrotiques pour une plante sans réaction nécrotique, ce qui permet de penser que l'Isabelle est en réalité une F_1 issue du croisement entre *V. Labrusca* et *V. vinifera*.

Valeur de l'échelle utilisée.

On peut tester si l'additivité des effets géniques est réalisée. Bien qu'on ait fait abstraction des variances des parents et de celles des clones F_1 qui sont inconnues, on a trouvé pour le test C de MATHER les valeurs suivantes :

Isabelle : $C = 0{,}970 \pm 5{,}381$
Triumph : $C = 1{,}858 \pm 3{,}842$

On peut donc dire que l'échelle convient pour l'analyse et l'interprétation des résultats.

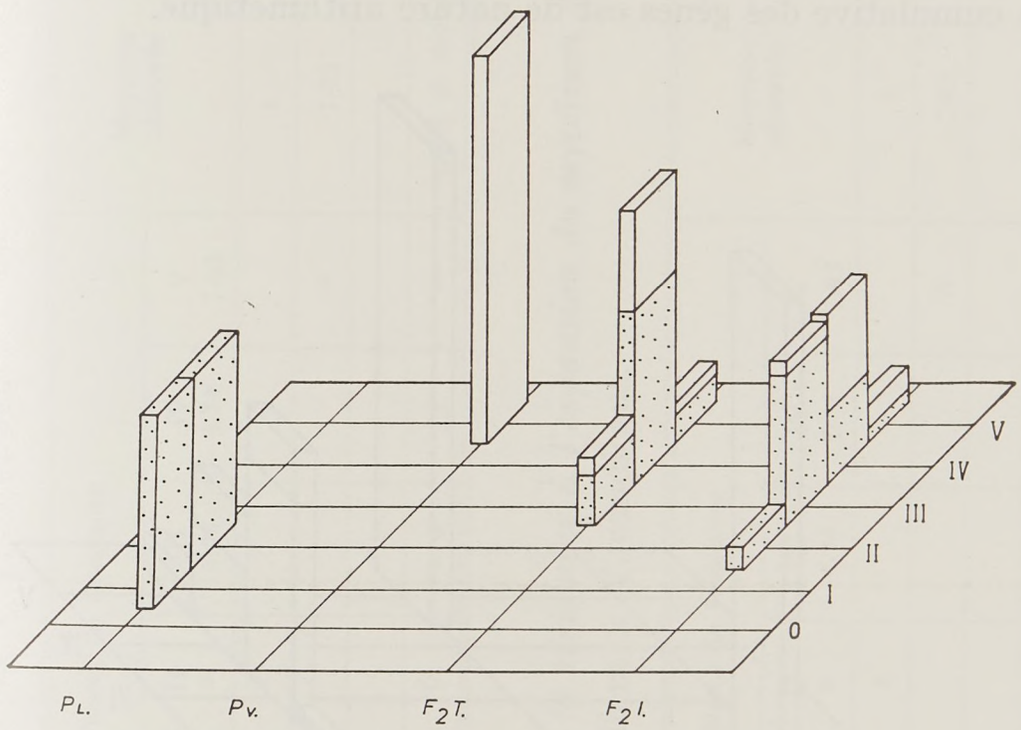


FIG. 99. — Transmission héréditaire de la capacité de réaction nécrotique au stomate (pointillé) et de la résistance à l'expansion du mycélium de *P. viticola* dans les tissus, lors du croisement *V. Labrusca* × *V. vinifera*.

Relations physiologiques entre les gènes.

La comparaison des moyennes observées F_1 aux moyennes théoriques correspondantes (arithmétique et géométrique) conduit à penser que l'action cumulative des gènes est de nature arithmétique.

V. vinifera. × *V. cordifolia*

Caractéristiques des parents et des descendances.

Elles sont données dans le tableau XXXVII et la figure 100.

La valeur de la sensibilité du parent *V. cordifolia* est de 2 et celle du clone F_2 98-76 Couderc (*V. vinifera* var. Bourrisquou × *V. cordifolia*) est de 4,99.

Valeur de l'échelle utilisée.

On peut tester si l'additivité des effets géniques est réalisée. Comme dans le cas précédent l'erreur d'échantillonnage de la valeur C du test

de MATHER est calculée en faisant abstraction de la variance des parents et de celle du clone F_1 98-76 C.

On trouve que C = 0,030 ± 4,895.

Malgré la sous-estimation du deuxième terme on voit donc que l'échelle convient.

Relations physiologiques entre les gènes.

La comparaison de la moyenne observée de la F_2 aux moyennes théoriques (arithmétique et géométrique) correspondantes montre que l'action cumulative des gènes est de nature arithmétique.

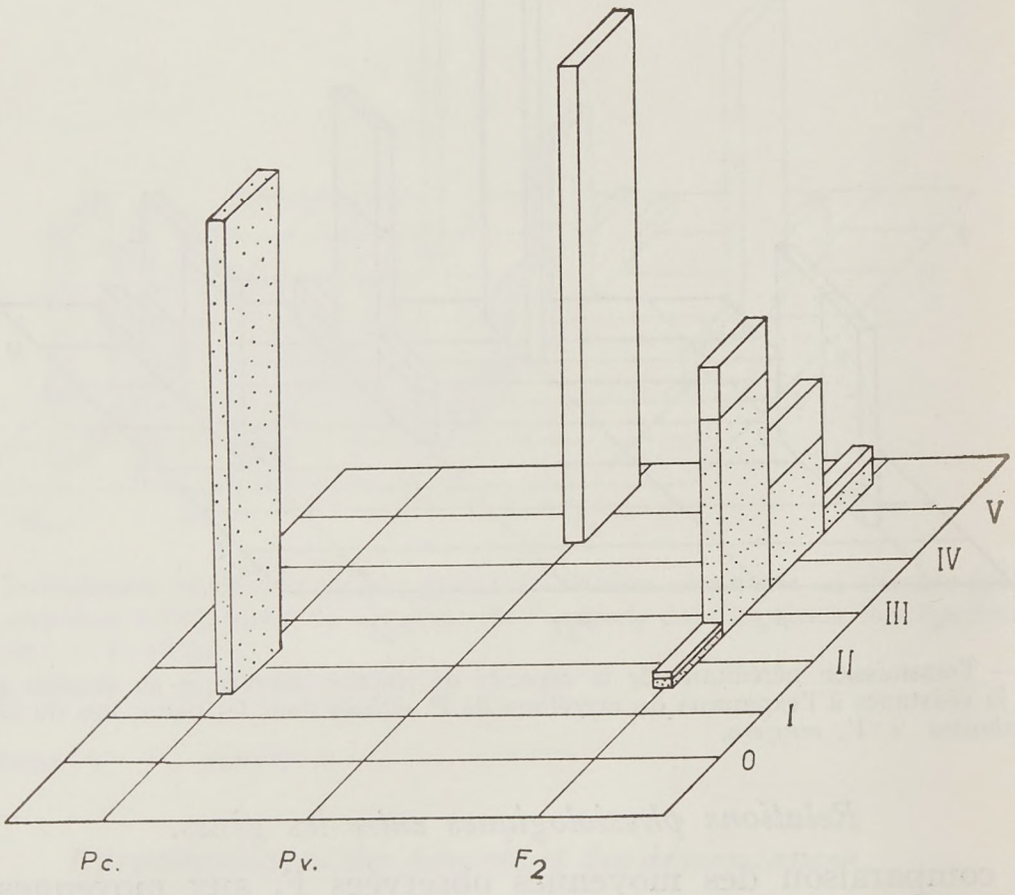


FIG. 100. — Transmission héréditaire de la capacité de réaction nécrotique au stomate (pointillé) et de la résistance à l'expansion du mycélium de *P. viticola* dans les tissus, lors du croisement *V. vinifera* × *V. cordifolia*.

V. vinifera. × *V. candicans*

Caractéristiques des parents et des descendances.

Elles sont données dans le tableau XXXVIII et la figure 101.

Nous disposons de l'inoculation de deux descendances, comprenant chacune un très petit nombre de plants, par suite des difficultés que l'on rencontre pour réaliser des croisements avec *V. candicans* qui ne forme que très peu de grappes, toujours de petite taille.

Il n'est pas possible de tester la convenance de l'échelle utilisée par suite de l'insuffisance des données.

TABLEAU XXXVII. — *Transmission héréditaire de la résistance à l'expansiom du mycélium dans le cas du croisement* V. vinifera × V. cordifolia.

Descendance	Génération	Classes de résistance						Moyenne observée	Moyennes théoriques		Variance
		O 0	I 1	II 2	III 4,24	IV 5,74	V 7,93		Arith.	Géom.	
V. cordifolia	Pc			×				2			
V. vinifera	Pv						×	7,93			
Moyenne des 2 parents	M								4,965	3,982	
Autof. de 98-76 C	F_2			6	129	73	20	4,985 ± 0,081	4,977	4,457	1,498

TABLEAU XXXVIII. — *Transmission héréditaire de la résistance à l'expansion du mycélium dans le cas du croisement* V. vinifera × V. candicans.

Descendance	Génération	Classes de résistance						Moyenne observée	Moyennes théoriques		Variance
		O 0	I 1	II 2	III 4,24	IV 5,74	V 7,93		Arith.	Géom.	
V. candicans	Pc			2				2			
V. vinifera	Pv						×	7,93			
Moyenne des 2 parents	M								4,965	3,982	
V. vinifera Var. Grenache × *V. candicans* var. indet.	F_1			1	4	2		4,348 ± 0,473			1,572

Relations physiologiques entre les gènes.

L'action cumulative des gènes est de nature arithmétique.

La comparaison de la moyenne observée F_1 avec la moyenne théorique arithmétique montre qu'il n'y a pas de différences significatives entre elles. Il n'y a donc pas de phénomène de dominance partielle.

Dans le tableau XXXIX sont données les caractéristiques des parents et de la descendance F_1 à la suite d'une notation de la sensibilité au mildiou effectuée en juillet en plein champ.

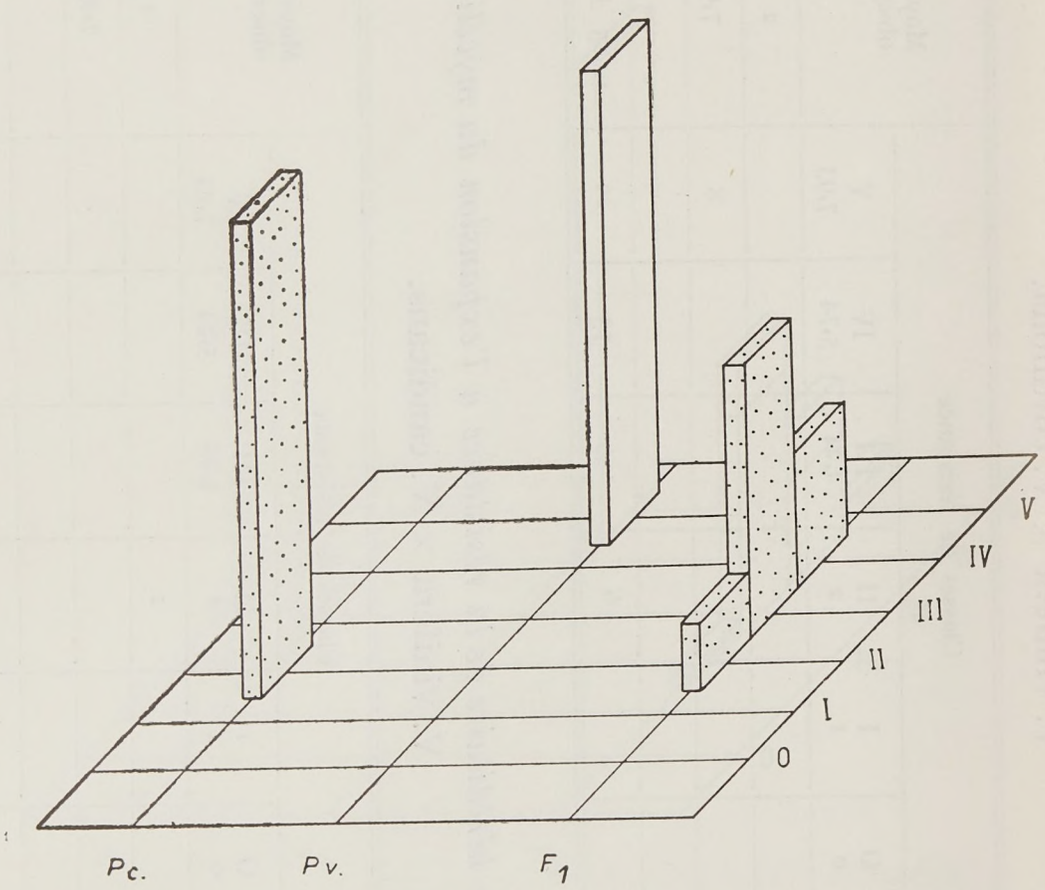


FIG. 101. — Transmission héréditaire de la capacité de réaction nécrotique au stomate (pointillé) et de la résistance à l'expansion du mycélium de *P. viticola* dans les tissus, lors du croisement *V. vinifera* × *V. candicans*.

Dans ce cas, on peut tester la valeur de l'échelle utilisée en ce qui concerne l'indépendance des effets géniques et des effets du milieu. La comparaison des variances de la F_1 et du parent *V. candicans* montre qu'il n'y a pas de différences significatives entre elles. L'échelle est donc satisfaisante.

Le mode d'action cumulative des gènes est de nature arithmétique.

La comparaison de la moyenne observée F_1 avec la moyenne théorique arithmétique montre qu'il y a un phénomène de dominance partielle de la part des gènes de sensibilité de la variété Grenache de *V. vinifera*. La valeur du rapport de MATHER est de 0,332.

TABLEAU XXXIX. — *Transmission héréditaire de la résistance à l'expansion du mycélium dans le cas du croisement* V. vinifera × V. candicans.

Descendance	Génération	Classes de résistance						Moyenne observée	Moyennes théoriques		Variance
		0 0	I 0,48	2 1,30	3 2,45	4 5,27	5 7,93		Arith.	Géom.	
V. candicans var. B. × *V. candicans* var. indét.	Pc		I	3				1,095 ± 0,204			0,168
V. vinifera	Pv						×	7,93			
Point moyen	M								4,512	2,946	
V. vinifera var. Grenache × *V. candicans* var. indet.	F_1					6	I	5,650 ± 0,379			1,010

TABLEAU XL. — *Transmission héréditaire de la résistance à l'expansion du mycélium dans le cas du croisement* V. rubra × V. vinifera.

Descendance	Génération	Classes de résistance						Moyenne observée	Moyennes théoriques		Variance
		O 0	I 1	II 2	III 4,24	IV 5,74	V 7,93		Arith.	Géom.	
V. rubra	Pr		×					1			
V. vinifera	Pv						×	7,93			
Moyenne des 2 parents	M								4,465	2,816	
V. rubra × *V. vinifera* var. Carignan	F_1 (1)				12	50	13	5,879 ± 0,125			1,187
V. rubra × *V. vinifera* var. Chasselas	F_1 (2)				8	17	4	5,628 ± 0,212			1,315
V. rubra × *V. vinifera* var. Pinot franc	F_1 (3)		2	3	23	31	1	4,856 ± 0,165			1,637
V. rubra × *V. vinifera* var. Cinsaut.	F_1 (4)				3	30	11	6,185 ± 0,163			1,181

V. rubra × *V. vinifera.*

Caractéristiques des parents et des descendances.

Elles sont données dans le tableau XL et la figure 102.
Tous les croisements ont été effectués sur la même variété de *V. rubra.*
Il n'est pas possible de tester la convenance de l'échelle utilisée.

Relations physiologiques entre les gènes.

Mode d'action des gènes : La comparaison des moyennes observées F_1 avec les moyennes théoriques (arithmétique et géométrique) des deux parents montre que l'action cumulative des gènes est de nature arithmétique.

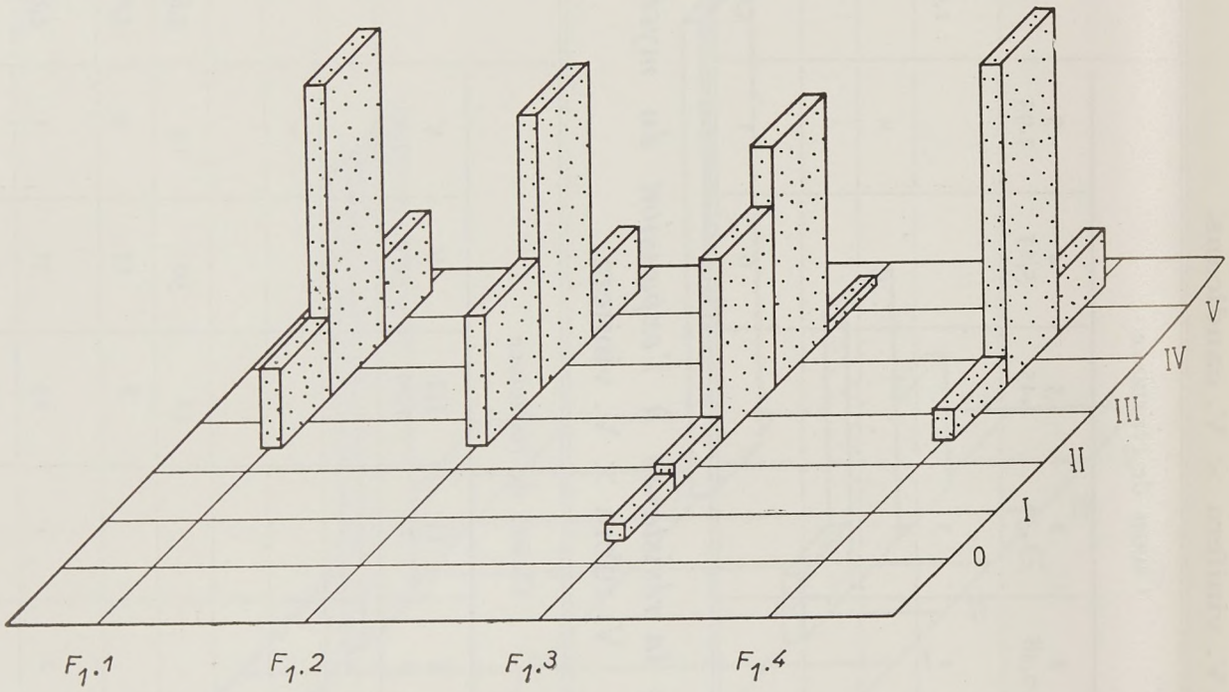


FIG. 102. — Transmission héréditaire de la capacité de réaction nécrotique au stomate (pointillé et de la résistance à l'expansion du mycélium de *P. viticola* dans les tissus, lors du croisement *V. rubra* × *V. vinifera.*

Phénomènes de dominance : La comparaison des moyennes observées des F_1 avec la moyenne arithmétique des deux parents montre qu'il y a des différences significatives dans tous les cas, et toujours dans le même sens. Il apparaît un phénomène de dominance partielle des gènes de sensibilité de *V. vinifera* sur les gènes de résistance de *V. rubra,* mais l'intensité de ce phénomène est variable selon les variétés de *V. vinifera.* On peut l'exprimer par la valeur du rapport de MATHER (« potence ratio »).

V. rubra × *V. vinifera* var. Carignan = 0,408.
V. rubra × *V. vinifera* var. Chasselas = 0,335.
V. rubra × *V. vinifera* var. Pinot franc = 0,112.
V. rubra × *V. vinifera* var. Cinsaut = 0,496.

C'est dans la descendance mettant en œuvre la variété Pinot franc

que le phénomène est le moins marqué et que la résistance est la plus élevée.

Nous avons pu voir si ce phénomène se manifestait lors de l'infection des mêmes descendances en pépinière à l'automne. Les résultats des observations effectuées dans ces conditions sont données dans le tableau XLI. Ils sont interprétés grâce à l'échelle correspondante, après que celle-ci ait subi la transformation obtenue en prenant la racine carrée des nombres qui la constituent.

On constate que le mode d'action des gènes est dans ce cas également de nature arithmétique.

Il apparaît un phénomène de dominance partielle de la part des gènes de *V. vinifera* dans le cas des descendances :

V. rubra × *V. vinifera* var. Carignan = 0,371.
V. rubra × *V. vinifera* var. Chasselas = 0,397.
V. rubra × *V. vinifera* var. Cinsaut = 0,366.

Par contre, ce phénomène n'apparaît pas dans le cas de la génération F_1 *V. rubra* × *V. vinifera* var. Pinot franc, dont la moyenne observée n'est pas significativement différente de la moyenne théorique arithmétique correspondante.

V. vinifera × *V. monticola.*

Caractéristiques des parents et des descendances.

Elles sont données dans le tableau XLII et la figure 103.

Valeur de l'échelle utilisée.

On peut également tester l'indépendance des effets géniques et des effets des facteurs non héréditaires. Pour cela, il faut comparer les variances des descendances intervariétales de *V. monticola* entre elles et avec la variance de la F_1. Dans aucun cas il n'y a des différences significatives. L'échelle est donc satisfaisante.

Relations physiologiques entre les gènes.

La comparaison de la moyenne observée de la F_1 avec les moyennes théoriques (arithmétique et géométrique) des 2 parents révèle que l'action cumulative des gènes est de nature géométrique, et qu'il n'y a pas de phénomènes de dominance.

Nous avons voulu voir si cette interaction entre les gènes se manifestait lors d'infections en plein champ. Dans le tableau XLIII sont donnés les résultats de la notation effectuée en juillet, de la résistance des descendances précédentes établies en pépinière. La comparaison de

TABLEAU XLI. — *Transmission héréditaire de la résistance à l'expansion du mycélium dans le cas du croisement* V. rubra × V. vinifera.

Descendance	Génération	Classes de résistance						Moyenne observée	Moyennes théoriques		Variance
		0 0	1 0,34	2 1,78	3 4,36	4 5,89	5 7,93		Arith.	Géom.	
V. rubra	Pr		×					0,34			
V. vinifera	Pv						×	7,93			
Moyenne des 2 parents	M								4,135	1,640	
V. rubra × *V. vinifera* var. Carignan	F_1 (1)				16	55		5,545 ± 0,076			0,414
V. rubra × *V. vinifera* var. Chasselas	F_1 (2)				4	21		5,645 ± 0,114			0,327
V. rubra × *V. vinifera* var. Pinot franc	F_1 (3)			20	26	12		3,786 ± 0,207			2,494
V. rubra × *V. vinifera* var. Cinsaut	F_1 (4)				11	35		5,524 ± 0,096			0,435

TABLEAU XLII. — *Transmission héréditaire de la résistance à l'expansion du mycélium dans le cas du croisement* V. vinifera × V. monticola.

Descendance	Génération	Classes de résistance						Moyenne observée	Moyennes théoriques		Variance
		O 0	I 1	II 2	III 4,24	IV 5,74	V 7,93		Arith.	Géom.	
V. monticola var. large bell × *V. monticola* var. Valmy	Pm_1		1	23	8			2,528 ± 0,180			1,038
V. monticola var. n° 2 × *V. monticola* var. Valmy	Pm_2		1	8	1			2,124 ± 0,255			0,651
V. vinifera	Pv						×	7,93			
Moyenne des 2 parents	M_1 M_2								5,229 5,027	4,478 4,104	
V. vinifera var. Grenache × *V. monticola* var. n° 1	F_1			3	12	6		4,348 ± 0,259			1,415

la moyenne observée de la F_1 avec les moyennes des deux parents montre que dans ce cas également l'action cumulative des gènes est de nature géométrique et qu'il n'y a pas non plus de phénomènes de dominance.

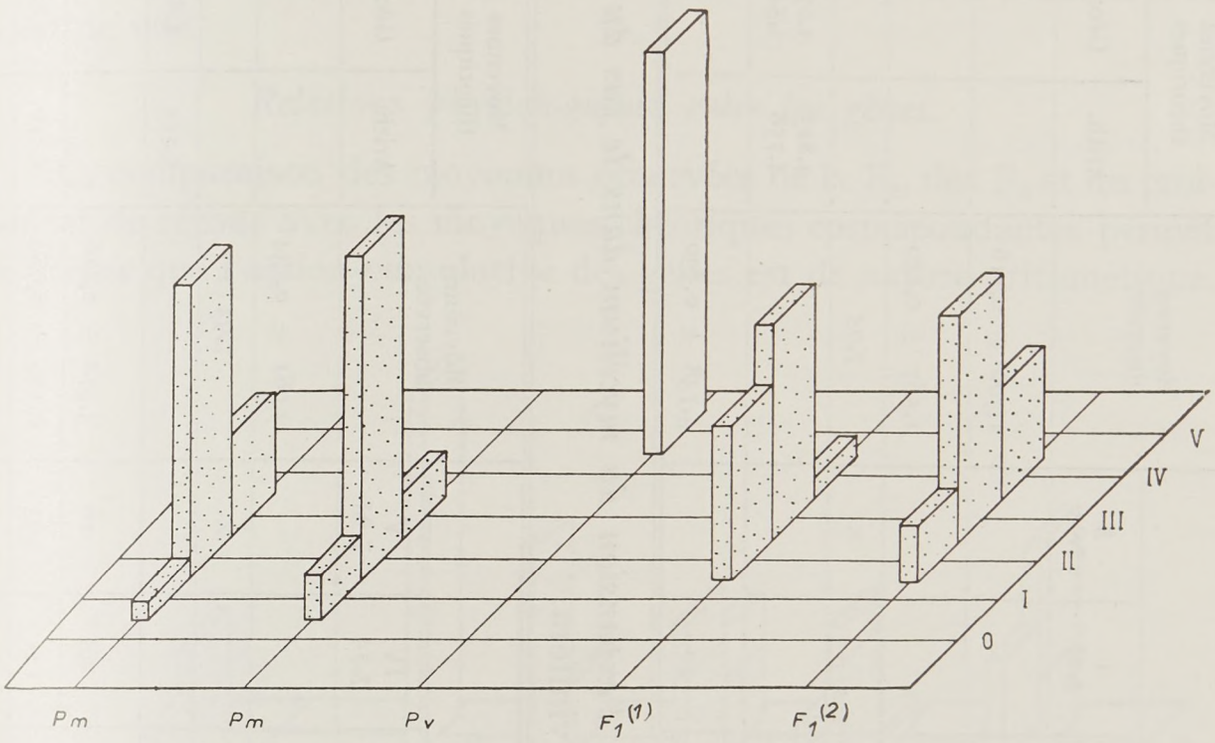


FIG. 103. — Transmission héréditaire de la capacité de réaction nécrotique au stomate (pointillé) et de la résistance à l'expansion du mycélium de *P. viticola* dans les tissus, lors du croisement *V. vinifera* × *V. monticola*.

V. Berlandieri × *V. vinifera*.

Caractéristiques des parents et des descendances.

Elles sont données dans le tableau XLIV et la figure 104.

Les valeurs de la résistance des clones F_1 utilisés sont : 41 B Millardet et de Grasset (V. *vinifera* var. Chasselas × *V. Berlandieri*) = 5,74.

Berlandieri Colombard nº 2 Vidal (*V. Berlandieri* × *V. vinifera* var. Colombard) = 4,24.

333 E. M. (*V. vinifera* var. Cabernet Sauvignon × *V. Berlandieri*) = 4,99.

Valeur de l'échelle utilisée.

En prenant les valeurs ci-dessus comme moyennes des clones F_1, et en faisant abstraction de la variance de ces moyennes, on a calculé les valeurs A et C suivantes :

41 B × *V. vinifera* var. Carignan : A = 0,486 ± 2,196.

41 B × 333 E. M. : C = 3,115 ± 6,165.

Berlandieri Colombard nº 2 : C = 0,433 ± 6,175.

Dans tous les cas, l'échelle satisfait les tests concernant l'additivité des effets géniques.

TABLEAU XLIII. — *Transmission héréditaire de la résistance à l'expansion du mycélium dans le cas du croisement* V. vinifera × V. monticola.

Descendance	Génération	Classes de résistance						Moyenne observée	Moyennes théoriques		Variance
		0 0	1 0,48	2 1,30	3 2,45	4 5,27	5 7,93		Arith.	Géom.	
V. monticola var. large bell × *V. monticola* var. Valmy	Pm_1			15	8			1,700 ± 0,116			0,313
V. monticola var. n° 2 × *V. monticola* var. Valmy	Pm_2			9	3			1,587 ± 0,150			0,270
V. vinifera	Pv						×	7,93			
Moyenne des 2 parents	M_1 M_2								4,815 4,758	3,671 3,547	
V. vinifera var. Grenache × *V. monticola* var. n° 1	F_1			1	10	10		3,738 ± 0,330			2,300

TABLEAU XLIV. — *Transmission héréditaire de la résistance à l'expansion du mycélium dans le cas du croisement* V. Berlandieri × V. vinifera.

Descendance	Génération	Classes de résistance						Moyenne observée	Moyennes théoriques		Variance
		O 0	I 1	II 2	III 4,24	IV 5,74	V 7,93		Arith.	Géom.	
V. Berlandieri var. Malègue n° 6 × *V. Berlandieri* var. Macquin n° 4	PB		13	34	47			2,981 ± 0,134			1,701
V. vinifera	Pv						×	7,93			
Moyenne des 2 parents	M								5,455	4,862	
V. Berlandieri var. Macquin n° 1 × *V. vinifera* var. Chasselas	F_1				10	58	16	5,978 ± 0,116			1,138
41 B × 333 E. M.	F_2			10	38	141	103	6,189 ± 0,088	5,410	5,101	2,269
Berlandieri Colombard n° 2 autofécondé	F_2			42	101	156	25	4,956 ± 0,084	4,847	4,540	2,277
41 B × *V. vinifera* var. Carignan	B. C. v					7	11	7,078 ± 0,258	6,835	6,746	1,206

Pour ce qui est du test d'indépendance des effets des facteurs non héréditaires et des effets géniques, on constate que la variance de la F_1 est à peine significativement plus petite que la variance du parent *V. Berlandieri*. L'échelle n'est donc pas aussi satisfaisante qu'il le faudrait à ce point de vue.

Relations physiologiques entre les gènes.

La comparaison des moyennes observées de la F_1, des F_2 et du croisement de retour avec les moyennes théoriques correspondantes permet de penser que l'action cumulative des gènes est de nature arithmétique.

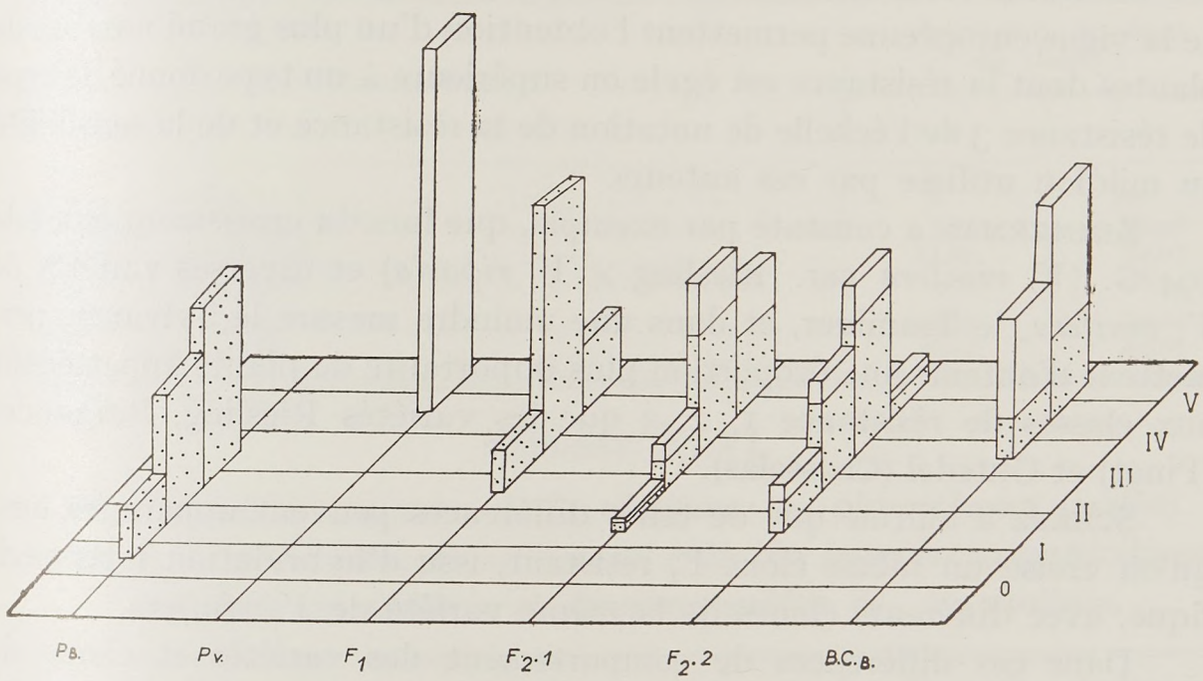


FIG. 104. — Transmission héréditaire de la capacité de réaction nérotique au stomate (pointillé) et de la résistance à l'expansion du mycélium de *P. viticola* dans les tissus, lors du croisement *V. Berlandieri* × *V. vinifera*.

La moyenne observée de la F_1 est significativement supérieure à la moyenne théorique arithmétique correspondante. Il y a un phénomène de dominance partielle des gènes de sensibilité de *V. vinifera*. La valeur du rapport de MATHER est de 0,211.

V. vinifera × *V. rotundifolia*.

Nous ne disposons dans ce cas, que de deux observations effectuées sur deux plantes F_1. On sait en effet que les croisements entre ces deux espèces sont très difficiles à réussir.

V. rotundifolia correspond toujours au type de résistance O, le *P. viticola* ne forme jamais de sporangiophores sur ses feuilles. L'hybride F_1 B 4-50 (*V. vinifera* var. black Morocco × *V. rotundifolia* var. Thomas) est de la classe O, tandis que l'hybride F_1 B 4-52 (*V. vinifera* var. Sémillon × *V. rotundifolia*) est de la classe I.

Nous voyons donc que dans le cas de *V. rotundifolia*, on observe en F_1 une certaine variation de la résistance.

3° Croisements entre un même clone résistant et plusieurs variétés ou clones de V. vinifera

Certains chercheurs : Scherz (1937), Zimmerman (1950) et Husfeld (1954), ont signalé que lors du croisement entre un clone dont la résistance au mildiou est due à la cause qui limite l'expansion du mycélium de *Plasmopara viticola* dans ses organes, avec diverses variétés de *V. vinifera*, les résultats obtenus en ce qui concerne la transmission héréditaire de cette résistance ne sont pas homogènes. Certaines variétés de la vigne européenne permettent l'obtention d'un plus grand nombre de plantes dont la résistance est égale ou supérieure à un type donné, le type de résistance 3 de l'échelle de notation de la résistance et de la sensibilité au mildiou utilisée par ces auteurs.

Zimmerman a constaté par exemple, que lors du croisement entre le 194 G. (*V. vinifera* var. Riesling × *V. riparia*) et diverses variétés de *V. vinifera*, le Traminer, et dans une moindre mesure le Sylvaner, permettent d'obtenir une proportion plus importante de plants appartenant aux classes de résistance 1, 2, 3 que les variétés Riesling, Burgunder (Pinot) et Gutedel (Chasselas).

Scherz a affirmé que de telles différences peuvent apparaître lorsqu'on croise un même clone F_1 résistant, issu d'hybridation interspécifique, avec différents clones de la même variété de *V. vinifera*.

Dans ces différences de comportement des variétés et clones de *V. vinifera*, les deux chercheurs précédents ont voulu voir la possibilité de l'existence chez cette espèce, de gènes pouvant conditionner la résistance au mildiou lorsqu'ils sont en combinaison avec ceux de plantes résistantes (gènes complémentaires).

Husfeld, qui a effectué des observations identiques à celles de Scherz et Zimmerman, a fait l'hypothèse de la présence dans le génotype de la vigne européenne « d'un complexe visiblement polygénique de gènes modificateurs qui, bien qu'il ne puisse par lui-même induire de la résistance, exerce une influence notable sur la pénétrance et l'expressivité des allèles de résistance des espèces résistantes ». Il ajoute même : « qu'il est possible que certains des gènes modificateurs exercent leur action sur tous les allèles de résistance tandis que d'autres agissent sélectivement sur des éléments déterminés du complexe de résistance ». Cette interprétation paraît fort compliquée et difficile à vérifier.

Que pouvons-nous penser de ces faits et des hypothèses qui ont été émises pour les expliquer?

Nous avons nous-même rencontré, au cours de nos recherches sur le mode de transmission héréditaire de la résistance à l'expansion du

mycélium et également au cours de travaux de sélection, des cas où, lors du croisement de plusieurs variétés de *V. vinifera* avec le même clone de vigne résistante (espèce ou hybride d'espèce), les distributions en classes de résistance variaient notablement suivant la variété.

Des exemples sont donnés dans les tableaux XLV et XLVI.

Tableau XLV

Résultats de l'inoculation en serre de plants de semis issus du croisement entre des hybrides interspécifiques résistants au mildiou et diverses variétés de V. vinifera.

Croisements	Pourcentage de plants des classes :	
	1–2–3	4–5
Clairette × 39-639 S. V.	0	100
Folle blanche × 39-639 S. V.	3,51	96,48
Grenache × 39-639 S. V.	25,92	74,07
39-639 S. V. × Aramon	1,85	98,14
Gamay fréau × 23-501 S. V.	49,75	50,24
Syrah × 23-501 S. V	16,12	83,87

Tableau XLVI

Résultats de la notation de la résistance en plein champ (juillet) de plants de semis issus du croisement entre des hybrides interspécifiques résistants au mildiou et diverses variétés de V. vinifera.

Croisements	Pourcentage de plants des classes :	
	1–2–3	4–5
15 027 S. × Clairette	0	100
15 027 S. × Chardonnay	0	100
23-18 S. V. × Gamay fréau	8,95	91,04
Syrah × 23-18 S. V.	57,14	42,85

On constate que dans le cas du croisement d'un hybride interspécifique donné avec diverses variétés de *V. vinifera*, la proportion de plants appartenant aux classes de résistance 1, 2 et 3, est variable avec la variété considérée. La première cause à laquelle on peut penser pour expliquer ces différences est l'existence chez certaines variétés de *V. vinifera* d'allèles de résistance, en particulier chez celles qui présentent une moindre sensibilité lors de leur autofécondation.

Dans les tableaux XLV et XLVI figurent des croisements où entre la variété Clairette dont on sait qu'elle donne en autofécondation des descendants moins sensibles que les variétés Folle Blanche, Aramon et Chardonnay. On voit que dans les croisements avec les hybrides interspéci-

fiques résistants 39-639 S. V. et 15 027 S. elle ne donne pas une proportion plus élevée de plants résistants appartenant aux classes 1, 2 et 3, que celle fournie par les trois autres variétés.

Dans les mêmes tableaux on peut également constater que des variétés de sensibilité peu différente (Syrah et Gamay Fréau) donnent des pourcentages très différents, le sens de ces différences variant avec l'hybride résistant entrant dans le croisement.

Il faut donc rechercher ailleurs que dans la présence d'allèles de résistance chez *V. vinifera*, l'explication du comportement de certaines variétés de cette espèce.

Nous donnons dans le tableau XLVII les résultats de transmission héréditaire de la résistance, observés lors du croisement de l'hybride producteur résistant 23-501 S. V. avec dix variétés différentes de *V. vinifera*. Le tri en classes de résistance a été effectué lors de l'inoculation de plants de semis cultivés en pots dans une serre.

Dans le même tableau, en plus des distributions obtenues pour les dix F_1, nous avons donné la distribution obtenue lors de l'inoculation de plants issus de l'autofécondation de 23-501 S. V.

En considérant, comme l'ont fait Scherz, Zimmerman et Husfeld, les pourcentages appartenant aux classes 1, 2, 3, on constate qu'il y a des différences considérables selon les variétés de *V. vinifera* mises en jeu dans les croisements, les extrêmes étant 49,75 p. 100 pour le Gamay Fréau et 2,81 p. 100 pour le Carignan.

Comment peut-on expliquer ces différences d'après ce que nous savons sur le mode de transmission héréditaire des causes de la résistance?

Examinons tout d'abord les moyennes calculées d'après l'échelle 0-0,59-1,33-3,82-7,93. On constate qu'il y a des différences nettes entre les moyennes des différentes F_1. Il existe de plus une corrélation négative entre le pourcentage de plants résistants appartenant aux classes 1, 2 et 3 et la valeur de la moyenne observée. Le coefficient de corrélation est $r = -0{,}943$; ce coefficient est hautement significatif puisque la valeur limite de r pour 8 degrés de liberté est de :

— 0,632 au seuil 0,05 ;

— 0,765 au seuil 0,01.

Autrement dit, les descendances qui présentent un pourcentage élevé de plants appartenant aux classes 1, 2 et 3, présentent au contraire une moyenne observée faible.

La liaison entre les deux caractéristiques étant étroite, cela nous permet de rechercher l'explication des différences entre variétés de *V. vinifera* à partir des moyennes observées. Nous sommes donc ramené à l'analyse biométrique des descendances telle que nous l'avons pratiquée lors de l'étude du mode de transmission héréditaire de la résistance à l'expansion du mycélium.

Tableau XLVII

Résultats du croisement de l'hybride interspécifique complexe 23-501 S. V. résistant au mildiou, avec différentes variétés de V. vinifera.

Descendance	Classes de résistance					Moyenne
	1 0	2 0,59	3 1,33	4 3,82	5 7,93	
Autofécondation de 23-501 S. V.	105	146	130	59	19	1,383 ± 0,083
		83,0 %		16,99 %		
V. vinifera					×	7,93
				100 %		
Moyennes théoriques : Arithmétique						4,656
Géométrique						3,311
23-501 S. V. × Aramon		5	111	194	61	3,707 ± 0,113
		31,26 %		68,73 %		
23-501 S. V. × Chardonnay...		18	74	321	92	4,088 ± 0,092
		18,21 %		81,78 %		
Pinot franc × 23-501 S. V....		7	18	76	9	3,543 ± 0,165
		22,72 %		77,27 %		
Gamay Fréau × 23-501 S. V..		51	154	183	24	2,728 ± 0,090
		49,75 %		50,24 %		
Grenache × 23-501 S. V.		2	5	138	58	4,901 ± 0,139
		3,44 %		96,55 %		
Cinsaut × 23-501 S. V.....			12	72	19	4,288 ± 0,188
		11,65 %		88,34 %		
Folle Blanche × 23-501 S. V.			4	40	8	4,260 ± 0,237
		7,69 %		92,30 %		
Piquepoul × 23-501 S. V.....		1	13	60	7	3,735 ± 0,179
		17,28 %		82,71 %		
Carignan × 23-501 S. V.....			4	101	37	4,820 ± 0,159
		2,81 %		97,18 %		
Syrah × 23-501 S. V.		3	17	87	17	3,963 ± 0,166
		16,12 %		83,87 %		

A partir de la moyenne observée pour l'autofécondation de 23-501 S. V., et à partir de la valeur 7,93 attribuée à *V. vinifera*, il est possible de calculer les valeurs théoriques (moyenne arithmétique et moyenne géométrique) de la F_1.

La comparaison des moyennes observées avec les moyennes théoriques montre que dans ce cas l'action cumulative des gènes peut aussi bien être considérée comme étant de nature arithmétique que comme étant de nature géométrique.

Mais de toute façon on constate qu'il y a des différences significatives entre certaines moyennes observées et les moyennes théoriques.

Nous savons que lorsque de telles différences significatives apparaissent, il est courant en hérédité quantitative de les attribuer à des phénomènes de dominance partielle. On exprime alors l'intensité de ces relations physiologiques entre les gènes par le rapport de MATHER (« potence ratio »), en supposant que les effets des locis se font sentir dans la même direction, et que les accroissements dus à la dominance des gènes ont le même signe et sont constants.

Les valeurs correspondantes au cas qui nous intéresse sont données dans le tableau XLVIII.

TABLEAU XLVIII

Valeur du rapport de MATHER (« *potence ratio* ») *pour les* F_1 V. vinifera × 23-501 S. V.

Croisement	Nature du mode d'action cumulative des gènes	
	Arithmétique	Géométrique
23-501 S. V. × Aramon	— 0,289	+ 0,085
23-501 S. V. × Chardonnay	— 0,173	+ 0,168
Pinot franc × 23-501 S. V.	— 0,339	pas de dominance
Gamay Fréau × 23-501 S. V.	— 0,558	— 0,126
Grenache × 23-501 S. V.	pas de dominance	+ 0,344
Cinsaut × 23-501 S. V.	pas de dominance	+ 0,211
Folle blanche × 23-501 S. V.	pas de dominance	+ 0,205
Piquepoul × 23-501 S. V.	— 0,281	+ 0,091
Carignan × 23-501 S. V.	pas de dominance	+ 0,326
Syrah × 23-501 S. V.	— 0,211	+ 0,141

Note : Le signe — indique une dominance partielle des gènes de résistance du 23-501 S. V. sur les gènes de sensibilité de *V. vinifera*.

Le signe + indique une dominance partielle des gènes de sensibilité de *V. vinifera* sur les gènes de résistance du 23-501 S. V.

Lors de l'étude des résultats du croisement entre l'espèce résistante *V. rubra* et quatre variétés de *V. vinifera* (Carignan, Chasselas, Pinot franc, Cinsaut) nous avons rencontré un cas analogue à celui que nous venons d'étudier. Il est particulièrement intéressant parce que, *V. rubra* étant à fleurs femelles, il n'y a pas eu de risque d'autofécondation acci-

dentelle lors de la réalisation du croisement, fait qui est toujours à craindre lorsqu'on effectue l'hybridation sur une plante à fleurs physiologiquement hermaphrodites, ce qui fausse alors les résultats d'inoculation par le *Plasmopara viticola*. De plus, *V. rubra* fleurit bien après toutes les autres espèces, ce qui écarte la possibilité d'hydridation accidentelle avec du pollen de plantes résistantes se trouvant dans les collections où cette espèce est établie. Enfin les différents croisements ont été effectués sur le même clone de *V. rubra*, et sur la même souche pour les croisements où entrent le Pinot franc et le Cinsaut. Toutes les causes non contrôlées pouvant avoir une influence sur la résistance des descendants de ces croisements se trouvent donc écartées dans ce cas, ce qui permet d'affirmer que les différences de comportement des variétés de *V. vinifera* sont bien une caractéristique qui leur est propre.

Les résultats donnés dans les tableaux XL et XLI montrent que la descendance où entre le Pinot franc présente nettement plus de résistance par suite de l'absence ou de la présence d'un phénomène de dominance partielle des gènes de sensibilité bien moins marqué que ce qu'il est dans les croisements mettant en jeu les autres variétés.

D'après ces exemples, nous voyons donc que l'analyse biométrique des résultats d'inoculation de descendances par le *Plasmopara viticola*, et leur interprétation selon les principes de l'hérédité quantitative, permettent de préciser le comportement des variétés de *V. vinifera* ou des clones qui les constituent, lors de leurs croisements avec des plantes résistantes (espèces ou hybrides d'espèces). Par ce moyen on peut déterminer les variétés qui ont un comportement simple de celles qui ont un comportement pour l'interprétation duquel il est nécessaire de faire une hypothèse supplémentaire. Dans ce cas, l'hypothèse du phénomène de dominance partielle, soit d'allèles de résistance, soit d'allèles de sensibilité du système polygénique commandant la résistance au mildiou, est la seule qui paraît correcte dans l'état actuel de nos connaissances.

b) **Croisements entre deux espèces résistantes.**

V. riparia × *V. rupestris*.

Caractéristiques des parents et des descendances.

Elles sont données dans le tableau XLIX et la figure 105.

La sensibilité des clones F_1 3307 Couderc et 3309 Couderc, issus du croisement *V. riparia* × *V. rupestris* var. Martin, a la valeur 2.

Valeur de l'échelle utilisée.

En prenant 2 comme moyenne de la F_1 et en faisant abstraction de sa variance, on obtient la valeur suivante pour le test C de MATHER : $C = 1{,}119 \pm 5{,}139$.

L'échelle assure donc l'additivité des effets géniques.

En ce qui concerne le test d'indépendance des effets des facteurs non héréditaires et des effets géniques, il faut comparer les variances des parents et la variance de la F_1. On constate qu'il y a des différences entre les variances des deux parents. Il y a également des différences entre la variance du parent *V. rupestris* et celle de la F_1, mais il n'y en a pas entre cette dernière et celle du parent *V. riparia*. L'échelle n'est donc pas aussi satisfaisante qu'il le faudrait.

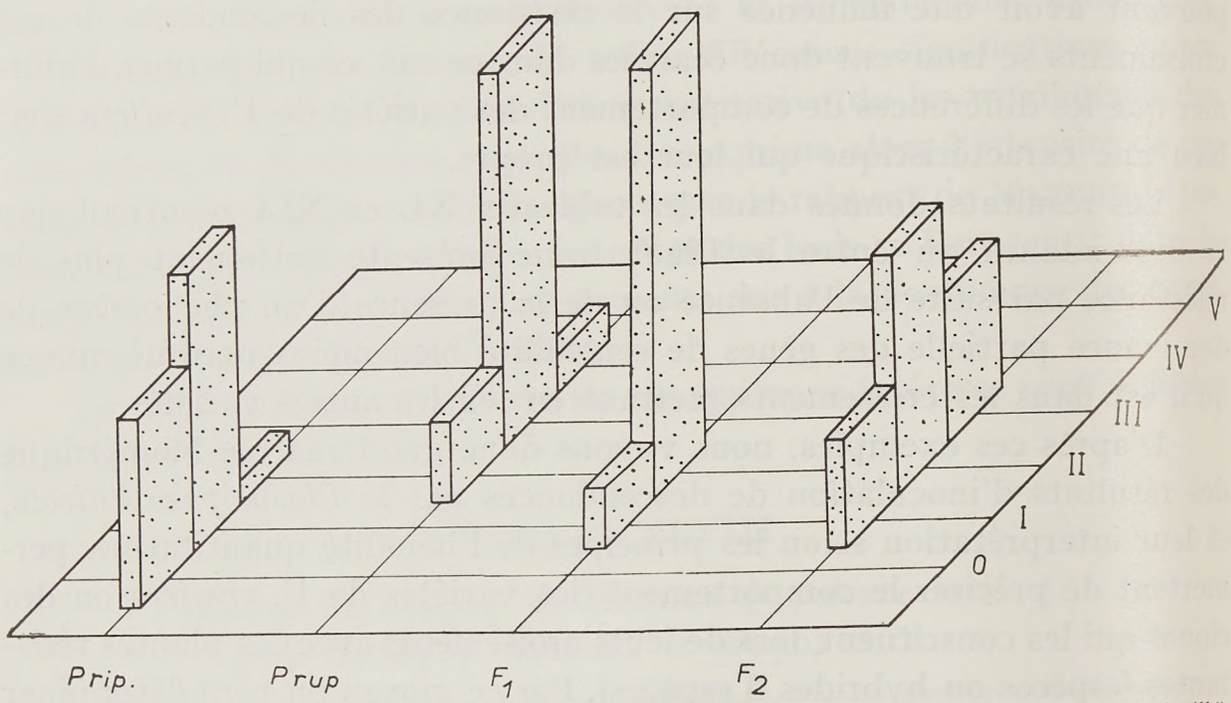


FIG. 105. — Transmission héréditaire de la capacité de réaction nécrotique au stomate (pointillé) et de la résistance à l'expansion du mycélium de *P. viticola* dans les tissus, lors du croisement *V. riparia* × *V. rupestris*.

Relations physiologiques entre les gènes.

La comparaison de la moyenne observée de la F_1, avec les moyennes théoriques (arithmétique et géométrique) des deux parents, fait penser à une action cumulative des gènes de nature géométrique, alors que la comparaison de la moyenne observée de la F_2, avec les moyennes théoriques correspondantes, suggère plutôt une action de nature arithmétique. Cette divergence dans le comportement de la F_1 et de la F_2 ne permet pas de faire une hypothèse valable.

Nombre d'unités effectives en ségrégation.

En supposant qu'il n'y a pas de phénomène de dominance, on peut évaluer la nombre de facteurs effectifs en ségrégation. Nous avons pris pour valeur de E la moyenne des variances des deux parents et de la F_1.

La valeur trouvée pour K_1 est de 1,2.

TABLEAU XLIX. — *Transmission héréditaire de la résistance à l'expansion du mycélium dans le cas du croisement* V. riparia × V. rupestris.

Descendance	Génération	Classes de résistance						Moyenne observée	Moyennes théoriques		Variance
		O 0	I 1	II 2	III 4,24	IV 5,74	V 7,93		Arith.	Géom.	
V. riparia Var. sericea × *V. riparia* var. Gloire	Prip.	24	35	3				0,661 ± 0,072			0,326
V. rupestris var. de Serres × *V. rupestris* var. du Lot	Prup.			11	51	5		3,984 ± 0,118			0,940
Moyenne des 2 parents	M								2,322	1,622	
V. rupestris var. de Serres × *V. riparia* var. Gloire	F_1		1	7				1,875 ± 0,124			0,125
3 307 C. × 3 309 C.	F_2		6	13	8			2,441 ± 0,241	2,161	1,801	1,572

TABLEAU L. — *Transmission héréditaire de la résistance à l'expansion du mycélium dans le cas du croisement* V. Berlandieri × V. riparia.

Descendance	Génération	Classes de résistance						Moyenne observée	Moyennes théoriques		Variance
		O 0	I 1	II 2	III 4,24	IV 5,74	V 7,93		Arith.	Géom.	
V. riparia var. sericea × *V. riparia* var. Gloire	Pr	24	35	3				0,661 ± 0,072			0,326
V. Berlandieri var. Malègue n° 6 × *V. Berlandieri* var. Macquin n° 4	PB		13	34	47			2,981 ± 0,134			1,701
Moyenne des 2 parents	M								1,821	1,403	
161-49 C. × 420 A. M. et G.	F_2		35	293	12			1,976 ± 0,028	1,910	1,675	0,280
161-49 C. × *V. riparia* Gloire	B. C. 1		13	14	1			1,615 ± 0,135	1,330	1,149	0,514

V. Berlandieri × *V. riparia.*

Caractéristiques des parents et des descendances.

Elles sont données dans le tableau L et la figure 106.

La valeur de la sensibilité des clones F_1 420 A Millardet et de Grasset et 161-49 Couderc est de 2.

Valeur de l'échelle utilisée.

En prenant la valeur 2 comme moyenne des clones F_1, et en faisant abstraction de leur variance, on obtient la valeur approchée suivante pour les termes A et C de MATHER :

$A = 0{,}569 \pm 1{,}543.$

$C = 0{,}262 \pm 2{,}550.$

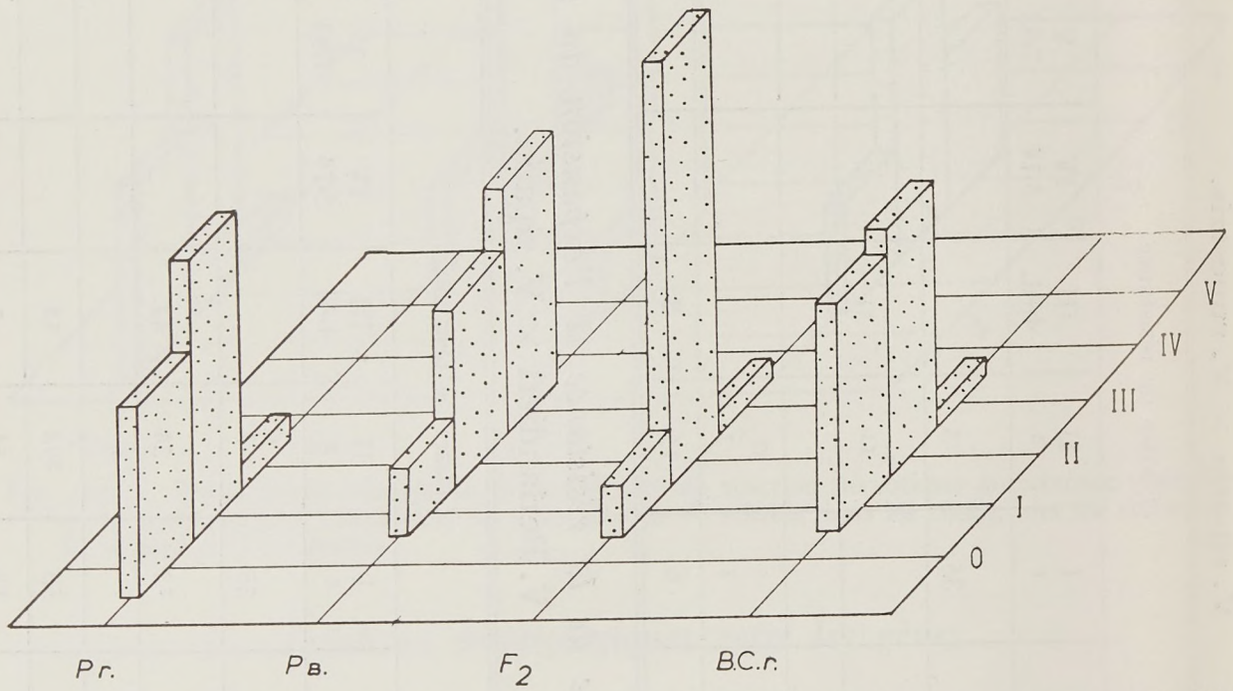


FIG. 106. — Transmission héréditaire de la capacité de réaction nécrotique au stomate (pointillé) et de la résistance à l'expansion du mycélium de *P. viticola* dans les tissus, lors du croisement *V. Berlandieri* × *V. riparia.*

L'échelle est donc satisfaisante pour ce qui est de l'additivité des effets géniques.

En ce qui concerne le test d'indépendance des effets géniques et des effets du milieu, on peut seulement comparer les variances des parents, qui sont significativement différentes.

Relations physiologiques entre les gènes.

La comparaison des moyennes observées de la F_2 et du croisement de retour (B. C. r), avec les moyennes théoriques correspondantes, permet de penser que les gènes ont une action cumulative de nature arithmétique.

V. Berlandieri × *V. rupestris.*

Caractéristiques des parents et des descendances.

Elles sont données dans le tableau LI et la figure 107.

La valeur de la résistance des clones F_1 : 20 029 Castel et 1 447 Paulsen (*V. Berlandieri* × *V. rupestris* var. Martin) est de 4,24.

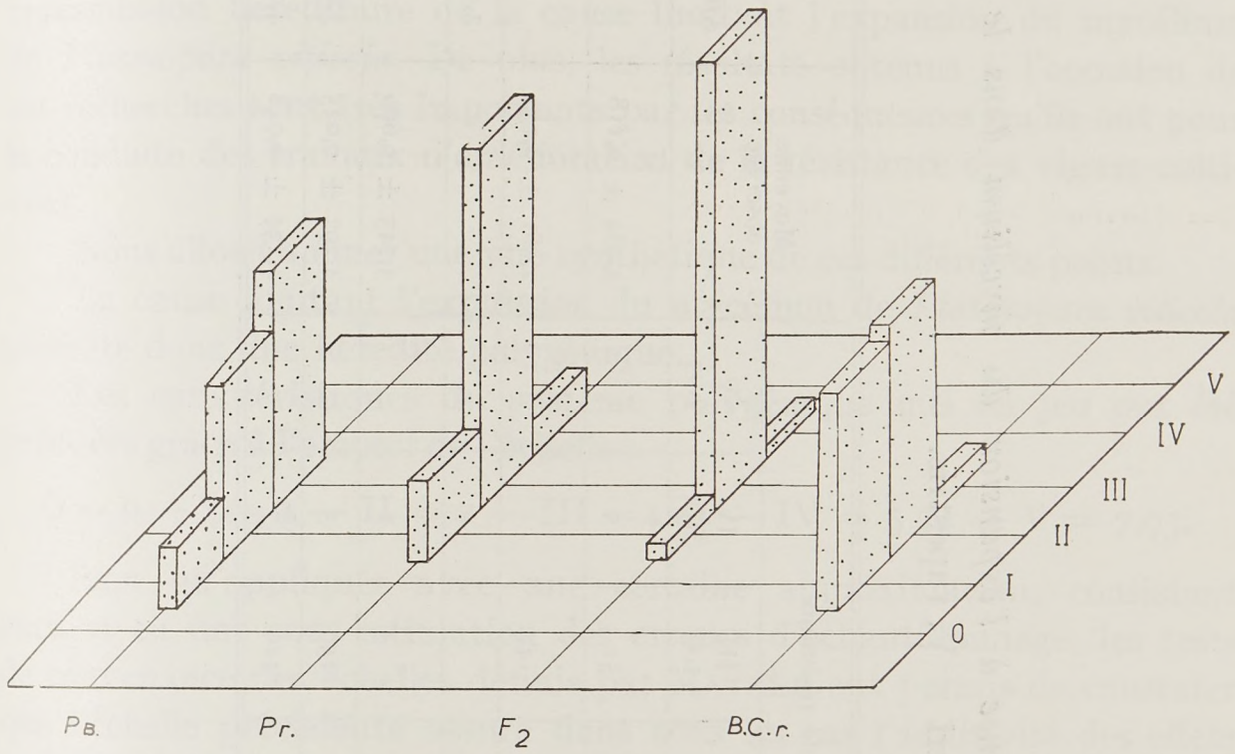


FIG. 107. — Transmission héréditaire de la capacité de réaction nécrotique au stomate (pointillé) et de la résistance à l'expansion du mycélium de *P. viticola* dans les tissus, lors du croisement *V. Berlandieri* × *V. rupestris.*

Valeur de l'échelle utilisée.

En prenant 4,24 comme moyenne de la F_1, et en faisant abstraction de sa variance, on peut calculer une valeur approchée pour les termes A et C de MATHER qui permettent de tester l'additivité des effets géniques.

$A = 1{,}247 \pm 1{,}481.$

$C = 1{,}343 \pm 2{,}416.$

Ensuite on peut tester l'indépendance des effets géniques et des effets des facteurs non héréditaires. La comparaison des variances des parents à celle de la F_1 montre qu'il y a seulement des différences faiblement significatives entre la variance de la F_1 et la variance du parent *V. rupestris*. Il y a également des différences entre les variances des deux parents. Dans le cas de ce type de croisement l'échelle utilisée n'est donc pas entièrement satisfaisante.

Relations physiologiques entre les gènes.

Les parents ayant une sensibilité au mildiou très voisine il est difficile d'apprécier ces relations.

TABLEAU LI. — *Transmission héréditaire de la résistance à l'expansion du mycélium dans le cas du croisement* V. Berlandieri × V. rupestris.

Descendance	Génération	Classes de résistance						Moyenne observée	Moyennes théoriques		Variance
		O 0	I 1	II 2	III 4,24	IV 5,74	V 7,93		Arithm.	Géom.	
V. rupestris var. de Serres × *V. rupestris* var. du Lot	Pr			11	51	5		3,984 ± 0,118			0,940
V. Berlandieri var. Malègue n° 6 × *V. Berlandieri* var. Macquin n° 4	PB		13	34	47			2,981 ± 0,134			1,701
Moyenne des 2 parents.....	M								3,482	3,446	
V. Berlandieri var. Rességuier n° 1 × *V. rupestris* var. Martin	F_1			2	3	1		3,743 ± 0,600			2,161
Autofécondation de 20 029 Castel ...	F_2			5	150	3		4,197 ± 0,035	3,861	3,822	0,200
1 447 Paulsen × *V. rupestris du Lot.*	B. C. 1			5	119	7		4,234 ± 0,048	4,112	4,110	0,314

D. — Conclusion de l'étude du mode de transmission héréditaire de la cause limitant l'expansion du mycélium de Plasmopara viticola.

Les recherches précédentes nous ont permis de définir, avec la précision relative que le matériel vigne permet d'obtenir, le mode de transmission héréditaire de la cause limitant l'expansion du mycélium de *Plasmopara viticola*. De plus, les résultats obtenus à l'occasion de ces recherches sont très importants par les conséquences qu'ils ont pour la conduite des travaux d'amélioration de la résistance des vignes cultivées.

Nous allons donner une vue synthétique de ces différents points.

La cause limitant l'expansion du mycélium de *Plasmopara viticola* présente donc une hérédité polygénique.

Les caractéristiques du système polygénique mis en jeu ont été précisées grâce à l'emploi de l'échelle :

$$O = 0 — I = 1 — II = 2 — III = 4{,}24 — IV = 5{,}74 — V = 7{,}93.$$

Bien qu'appliqués avec une certaine approximation, consistant surtout en une sous-estimation des erreurs d'échantillonnage, les tests de convenance des échelles définis par MATHER ont permis de constater que l'échelle précédente assure dans tous les cas l'additivité des effets géniques. Par contre, l'indépendance des effets des gènes de ceux des facteurs du milieu n'est pas réalisée dans quelques cas, parce que les variances de certains parents et de certaines F_1 présentent des différences significatives entre elles, d'ailleurs le plus souvent faiblement significatives. Malgré cette imperfection nous nous en sommes tenus à cette échelle.

Nous tenons d'ailleurs à attirer l'attention sur la différence qu'il y a entre la plupart des travaux d'hérédité quantitative qui intéressent des caractères mesurables d'une façon précise (dimensions ou nombre d'organes, teneur en certaines substances, dates de phénomènes végétatifs, etc.) et ceux concernant la résistance au mildiou qui portent sur un caractère évalué d'une façon approximative par l'œil. Pour cette raison, il n'est pas possible dans le cas qui nous concerne, d'être très exigeant envers l'échelle de mesure utilisée.

Il est intéressant de rapprocher l'échelle que nous avons utilisée dans notre travail, de celle qui a été utilisée par H. I. OKA et K. M. LIN (1957) dans leur étude de l'hérédité quantitative de la résistance du riz (*Oryza Sativa L.*) à *Piricularia oryzae* (Briosi et Cav.). Ces deux auteurs ont directement utilisé, pour effectuer l'analyse biométrique des résultats, l'échelle arbitraire de notation 0, 2, 4, 6, 8 basée sur l'importance des atteintes du feuillage, sans se soucier des rapports qui existent entre ces classes. Il est curieux de constater que l'échelle à laquelle nous sommes

arrivés, après la transformation consistant à prendre la racine carrée des valeurs de l'échelle 0-1-4-18-33-63 basée sur le nombre de sporanges formés par chaque classe, est une très proche approximation de l'échelle de Oka et Lin.

Au cours de l'étude que nous avons faite nous avons tout d'abord précisé les relations physiologiques qui existent entre les gènes du système polygénique.

En ce qui concerne le mode d'action des gènes nous avons constaté les faits suivants :

— dans le cas des croisements entre *V. vinifera* et : *V. riparia, V. aestivalis, V. Labrusca, V. cordifolia, V. candicans, V. rubra, V. Berlandieri* et dans le cas du croisement entre *V. Berlandieri* et *V. riparia*, l'action cumulative des gènes est de nature arithmétique ;

— dans le cas des croisements entre *V. vinifera* et *V. rupestris* ou *V. monticola*, l'action cumulative des gènes est de nature géométrique ; on remarquera en passant que ces deux dernières variétés ont des textures de feuilles très voisines l'une de l'autre ;

— enfin dans le cas du croisement entre *V. riparia* et *V. rupestris*, et dans le cas du croisement entre *V. Berlandieri* et *V. rupestris*, la nature de l'action cumulative des gènes est difficile à apprécier.

Nous avons constaté qu'il pouvait y avoir des phénomènes de dominance partielle de la part des gènes de sensibilité de *certaines* variétés de *V. vinifera* sur les gènes de résistance de *V. riparia, V. aestivalis, V. candicans, V. rubra, V. Berlandieri*. Ces relations physiologiques entre les gènes peuvent varier selon les conditions dans lesquelles a été réalisée l'infection des descendances.

Ce sont les phénomènes de dominance partielle des allèles de résistance ou de sensibilité du système polygénique commandant la résistance à l'expansion du mycélium, qui permettent d'expliquer le comportement différent des variétés de *V. vinifera* lorsqu'elles sont croisées avec le même clone résistant.

Enfin, d'après les fois où nous avons pu le calculer, le nombre de facteurs effectifs en ségrégation est faible puisqu'il varie de 1 à 4. Oka et Lin (1957) ont trouvé dans leur étude sur l'hérédité de la résistance du riz à *Piricularia oryzae* des valeurs voisines de 1 pour les valeurs K définies par Mather.

Toutes ces conclusions auxquelles nous sommes arrivés ne sont évidemment entièrement valables que pour les échelles utilisées dans l'analyse biométrique et l'interprétation des résultats des inoculations effectuées dans les conditions que nous avons précisées.

Les conséquences pratiques des résultats obtenus dans l'étude du mode de transmission héréditaire de la cause limitant l'expansion du mycélium de *Plasmopara viticola* sont les suivantes.

Tout d'abord, la très faible hétérogénéité génétique des variétés de *V. vinifera* en ce qui concerne la sensibilité au mildiou ne permet pas d'obtenir facilement, si toutefois cela est possible, des plantes ayant une résistance intéressante en viticulture, en opérant uniquement dans le cadre de cette espèce. Il semble cependant qu'il ne faille pas négliger des tentatives de sélection à l'occasion de semis de très nombreux pépins provenant de l'autofécondation de certaines variétés, ou de croisements entre certaines variétés, et cela pendant plusieurs générations. Ces variétés sont celles qui donnent en autofécondation la proportion la plus élevée de descendants ayant le plus faible degré de sensibilité rencontré chez *V. vinifera*.

En ce qui concerne l'amélioration par des croisements de *V. vinifera* avec des espèces ou hybrides d'espèces dont on connaît la résistance au mildiou, on sait maintenant prévoir dans une grande mesure la résistance moyenne des descendants qui seront issus de ces croisements. On a intérêt à mettre en œuvre dans ces hybridations les plantes qui présentent la résistance la plus élevée ; à ce point de vue, parmi les espèces que nous avons étudiées, *V. riparia* est celle qui fournit le plus de résistance en F_2 et qui paraît donc la plus intéressante.

Enfin nous avons vu que l'on a intérêt à faire entrer dans les croisements avec des plantes résistantes plusieurs variétés de *V. vinifera* et même plusieurs clones de chaque variété ; en effet, les phénomènes de dominance partielle des allèles de résistance et de sensibilité du système polygénique mis en jeu, font que certaines variétés, et probablement certains clones pour une variété, sont plus favorables que d'autres pour l'obtention de descendants ayant une résistance donnée.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Le travail précédent, qui a eu pour but de préciser les causes de la résistance des Vitacées au mildiou (*Plasmopara viticola*) et d'étudier leur mode de transmission héréditaire, a abouti aux résultats suivants :

CAUSES DE LA RÉSISTANCE

Tout d'abord, nous avons vu qu'il y a des causes de résistance à la pénétration des zoospores dans les organes herbacés des Vitacées, et plus particulièrement dans les feuilles. Ces causes ne jouent qu'un rôle très accessoire dans le phénomène général de résistance au mildiou. Il s'agit de la villosité importante ou de la couche cireuse qui se trouvent à la face inférieure des feuilles de certaines variétés. Elles empêchent l'eau de mouiller le limbe et par là, les zoospores d'atteindre les stomates.

Mis à part ces cas particuliers, le parasite pouvant toujours pénétrer dans les organes des Vitacées, nous avons vu que la résistance au *Plasmopara viticola* était surtout due à des causes de résistance à l'expansion du champignon chez l'hôte.

Il y a en premier lieu, le rôle de barricade joué par les tissus de soutien des nervures des feuilles adultes et par les tissus ligneux des axes des grappes. Cette cause de résistance joue un rôle d'autant plus important que la plante considérée présente une sensibilité générale plus grande.

En second lieu, chez les plantes résistantes proprement dites, parmi les causes qui s'opposent à l'expansion du mycélium du champignon dans les tissus, il y a tout d'abord des phénomènes nécrotiques consécutifs à la pénétration du parasite. Certains d'entre eux apparaissent constamment dans toutes les conditions de milieu. Ce sont les nécroses de couleur brune qui se produisent aux stomates dans lesquels une ou plusieurs zoospores ont envoyé leur tube germinatif. Ces nécroses stomatiques ou péristomatiques, qui ont lieu une vingtaine d'heures après cette pénétration, s'accompagnent parfois de la nécrose du mycélium qui devient brun et dont la croissance et le développement sont alors arrêtés net. Ce dernier type de résistance se rencontre chez des genres éloignés du point de vue phylogénique du genre *Vitis* qui comprend les vignes cultivées ; ces genres sont *Tetrastigma* et *Cissus*.

Dans d'autres cas, les nécroses stomatiques ou péristomatiques ne s'accompagnent pas de la mort du mycélium par nécrose de celui-ci. Sa croissance et son développement sont alors limités par une autre cause

de résistance qui paraît être en rapport avec la nutrition du parasite obligatoire sur l'hôte. Tout se passe comme si, lorsqu'un certain facteur fait défaut ou se trouve en trop faible quantité, aucun développement de mycélium ne se produit après la pénétration des zoospores dans le stomate. Lorsque ce facteur existe en plus ou moins grande quantité, les plants le renfermant permettent un développement plus ou moins important du mycélium, qui produit alors une émission plus ou moins grande de sporangiophores. Les plantes qui présentent ce type de résistance, dont la variation est continue, sont des espèces appartenant aux genres *Vitis*, *Parthenocissus* et *Ampelopsis*.

Les Vitacées dites résistantes au mildiou présentent aussi, consécutivement à l'infection par le champignon, d'autres phénomènes nécrotiques qui se produisent seulement lorsque le degré hygrométrique de l'air s'abaisse au-dessous d'un certain seuil. Ces nécroses sont des dessiccations des tissus infectés qui transpirent beaucoup plus que les tissus sains. Elles intéressent des zones internervales plus ou moins vastes selon que la plante est plus ou moins sensible. Lorsqu'elles surviennent peu de temps après le début de l'infection, elles limitent l'importance des taches de mildiou sur les feuilles, ainsi que la quantité de spores susceptibles de provoquer de nouvelles infections.

Les nécroses stomatiques et péristomatiques, et les dessiccations internervales du limbe, avaient fait penser jusqu'à présent que la résistance au mildiou était due à un phénomène d'hypersensibilité de l'hôte. Nous avons montré qu'il n'en était rien :

1° grâce à des techniques particulières : infection par le *Plasmopara viticola* de feuilles isolées en survie et de tissus de vignes cultivés in vitro ;

2° grâce à la ségrégation des symptômes des attaques de mildiou qui apparaît dans les descendances sexuées issues du croisement entre plantes résistantes et plantes sensibles.

En réalité, c'est la résistance proprement dite à l'expansion du mycélium, sans rapport avec les phénomènes nécrotiques précédents, qui joue le plus grand rôle dans la détermination de la résistance générale des Vitacées au *Plasmopara viticola*.

MODE DE TRANSMISSION HÉRÉDITAIRE DE CERTAINES CAUSES DE RÉSISTANCE

Par suite de l'impossibilité de réalisation de croisements intergénériques, nous n'avons pas pu étudier le mode de transmission héréditaire de la cause qui entraîne la mort du mycélium au niveau du stomate au même moment où se produit la nécrose stomatique de l'hôte. Mais

nous avons pu voir que chez l'hôte, le caractère « capacité de réaction nécrotique de ses stomates » présente une hérédité monofactorielle. Toutes les espèces examinées ayant ce caractère sont homozygotes pour l'allèle qui commande sa réalisation. Cet allèle est dominant par rapport à celui qui conditionne le caractère « absence de réaction nécrotique aux stomates ». L'espèce *V. vinifera* est homozygote pour ce dernier.

La cause de résistance limitant l'expansion du mycélium dans les tissus des Vitacées présente une hérédité polygénique. L'analyse biométrique des résultats de l'inoculation des descendances (parentales, F_1, F_2 et de croisements de retour), issues de croisements mettant en œuvre onze espèces du genre *Vitis*, dont l'espèce très sensible *V. vinifera*, nous a permis de constater que l'action cumulative des gènes est le plus souvent de nature arithmétique et que parfois, elle est de nature géométrique.

Dans les croisements entre une plante résistante et l'espèce très sensible *V. vinifera*, nous avons montré qu'il intervient des phénomènes de dominance partielle de la part, soit des allèles de résistance, soit des allèles de sensibilité, ces phénomènes étant propres à chaque variété de *V. vinifera*.

Quand on a pu calculer le nombre de facteurs effectifs en ségrégation, on a vu qu'il variait de 1 à 4.

***

D'un point de vue plus général, nos recherches montrent l'importance de la connaissance des causes de la résistance à un parasite, ou tout au moins de la connaissance des conditions dans lesquelles elles se manifestent séparément les unes des autres, lorsqu'on désire étudier le mode de transmission héréditaire de cette résistance. Il est en effet difficile d'envisager rationnellement l'hérédité d'un caractère complexe si l'on n'a pas scindé ce caractère en unités plus simples.

Vice versa, on peut dire que les ségrégations qui interviennent au cours des générations sexuées de plantes hétérozygotes pour des caractères de résistance à une maladie, constituent, par la séparation des causes de résistance qu'elles entraînent, un excellent moyen permettant de vérifier une hypothèse émise quant à la pluralité de ces causes, et permettant de les étudier séparément.

Donc, dans l'étude d'un phénomène de pathologie pure comme la recherche des causes de la résistance à une maladie, ou dans l'étude d'un problème de génétique pure comme la recherche du mode de transmission héréditaire de la résistance à une maladie, il est absolument nécessaire de mettre en œuvre conjointement des connaissances et des techniques de pathologie, et des connaissances et des techniques de génétique.

***

Les résultats obtenus au cours de notre étude sur les causes de la résistance au mildiou et leur mode de transmission héréditaire ont des conséquences agronomiques importantes.

Tout d'abord, les connaissances acquises sur les causes de la résistance et les techniques mises au point pour l'observation de leur manifestation, peuvent permettre d'étudier plus rationnellement le problème de la limitation du développement du mycélium de *Plasmopara viticola* dans les tissus des Vitacées très sensibles par des procédés chimiothérapiques, en particulier par des fongicides systémiques.

Ensuite, les résultats de nos recherches sur le mode de transmission héréditaire des causes de la résistance permettent de mieux orienter les travaux d'amélioration.

Nous savons maintenant que par suite du conditionnement polygénique de la résistance à l'expansion du mycélium, on ne court pas le risque de voir apparaître brutalement et fréquemment des races physiologiques de *Plasmopara viticola* plus virulentes, qui annuleraient totalement les résultats obtenus dans des travaux de sélection.

Nous avons précisé davantage les méthodes de sélection de plantes dont la résistance au mildiou est intéressante en viticulture.

Tout d'abord, en opérant dans le cadre restreint de *V. vinifera*, ce qui présente l'avantage de ne mettre en œuvre que des plantes dont la qualité des produits est satisfaisante, on peut tenter de rechercher des individus nettement moins sensibles lors d'autofécondations successives de certaines variétés dont l'analyse de la constitution génétique révèle une moindre sensibilité, ou lors de croisements successifs entre de telles variétés, ce dernier cas permettant d'éviter l'effet d'inbreeding intervenant dans l'autofécondation.

Ensuite, en se plaçant dans le cadre des croisements entre *V. vinifera* et des espèces résistantes mais qui présentent on le sait l'inconvénient d'avoir une qualité des produits insuffisante, on peut sélectionner des plantes ayant le maximum de résistance et de vigueur en opérant de la façon suivante. Il faut croiser une espèce très résistante, *V. riparia* plus particulièrement, avec *plusieurs* variétés de *V. vinifera*. Il faut mettre en œuvre plusieurs de ces dernières, de façon à profiter éventuellement des différences de dominance partielle qui existent, suivant les variétés de *V. vinifera*, entre les gènes de sensibilité et les gènes de résistance. Parmi les plantes F_1 ainsi obtenues, il faut choisir celles qui sont les plus résistantes au champignon. Ensuite, à partir de ces F_1 sélectionnées, on crée des F_2 soit par autofécondation, soit par croisement de clones F_1 n'ayant pas la même variété de *V. vinifera* comme géniteur, ceci afin d'obtenir des descendants F_2 vigoureux. Dans ces F_2 on sélec-

tionne des plantes résistantes. On les recroise enfin avec des variétés de *V. vinifera*. Ces variétés doivent être différentes de celles qui ont permis d'obtenir la ou les F_1 à partir desquelles on a créé les F_2. De plus, par rapport aux gènes de résistance des clones résistants F_2 avec lesquels elles sont recroisées, ces variétés de *V. vinifera* doivent avoir si possible des gènes de sensibilité au mildiou partiellement récessifs, ou qui présentent tout au moins la plus faible dominance partielle.

Reçu pour publication en juillet 1958.

RÉSUMÉ

Ces recherches comprennent une première partie dans laquelle on a précisé les causes de la résistance des Vitacées au mildiou de la vigne (*Plasmopara viticola*). Grâce aux résultats obtenus, on a pu, dans une deuxième partie, étudier séparément le mode de transmission héréditaire des principales causes de résistance, c'est-à-dire celles qui ont uneimportance pour les travaux d'amélioration.

Parmi ces causes de résistance, il y a tout d'abord celle qui entraîne la nécrose du mycélium formé par la zoospore lorsque cette dernière envoie son tube germinatif dans le stomate. Cette nécrose qui arrête définitivement la croissance du mycélium se produit en même temps que la nécrose des cellules du stomate et de la chambre sous-stomatique par où débute l'infection. La nécrose de l'hôte apparaît sur les feuilles vingt heures après la contamination ou l'inoculation. Nous avons rencontré ce type de résistance chez les espèces des genres *Tetrastigma* et *Cissus*, genres phylogéniquement très éloignés du genre *Vitis* qui comprend les vignes cultivées.

Chez les genres *Parthenocissus*, *Ampelopsis* et *Vitis* il existe des espèces qui présentent la nécrose des cellules stomatiques par où débute l'infection sans que pour cela le mycélium soit également nécrosé. Dans ces conditions, ou bien la croissance du mycélium est arrêtée peu après la pénétration dans le stomate et dans ce cas le champignon ne forme pas de sporangiophores sur l'organe infecté, ou bien la croissance se poursuit et l'émission de sporangiophores se produit et celles-ci sont alors plus ou moins limitées par une autre cause de résistance qui agit envers le parasite à la façon d'un facteur de nutrition présent en plus ou moins grande abondance chez les espèces selon qu'elles sont plus ou moins sensibles au mildiou. C'est cette dernière cause de résistance qui joue le plus grand rôle dans la détermination de la résistance générale au mildiou des Vitacées cultivées, et c'est celle que l'on met en œuvre dans les travaux d'amélioration.

Au cours de ces recherches on a montré que les nécroses stomatiques de l'hôte, ne s'accompagnant pas de la nécrose du mycélium, n'ont apparemment aucun rôle dans les phénomènes de résistance. En effet, dans les générations F_2 de croisements mettant en œuvre une espèce du genre *Vitis* présentant des réactions nécrotiques stomatiques ainsi qu'une résistance au mildiou élevée, avec l'espèce européenne très sensible *V. vinifera* qui ne forme pas de nécroses, il est possible d'obtenir des plantes très résistantes ne produisant pas de réactions nécrotiques stomatiques lorsqu'elles sont infectées par le *P. viticola*.

De plus, on a également montré que les nécroses internervales apparaissant parfois sur le limbe des feuilles de certaines Vitacées résistantes, se produisent seulement lorsque le degré hygrométrique de l'air s'abaisse au-dessous d'un

certain seuil. Ces nécroses sont des dessiccations des tissus infectés qui transpirent beaucoup plus que les tissus sains. Lorsqu'elles surviennent peu de temps après le début de l'infection elles agissent à la façon d'une cause de résistance en limitant les dimensions des atteintes de mildiou sur le feuillage.

L'ensemble de ces phénomènes nécrotiques, peu précisé jusqu'au présent travail, avait fait penser jusqu'alors que la résistance au mildiou des vignes cultivées était due à un phénomène d'hypersensibilité de l'hôte à l'égard du champignon. Les observations rapportées dans ce travail montrent qu'il n'en est rien.

Lors de l'étude des modifications de la réceptivité des Vitacées à l'égard du *P. viticola*, on a montré qu'on pouvait rencontrer chez ce champignon des races physiologiques de virulence différente. On a vu que certaines provenances du parasite, isolées dans des pépinières de vignes résistantes où se produisaient des attaques de gravité inhabituelle, pouvaient montrer un accroissement de virulence pour tous les hôtes présentant comme cause de résistance la limitation plus ou moins marquée de l'expansion du mycélium de *P. viticola*.

En ce qui concerne les recherches sur la détermination du mode de transmission héréditaire des principales causes de la résistance des Vitacées au *P. viticola* les résultats suivants ont été obtenus.

Le mode de transmission héréditaire de la cause qui entraîne la mort du mycélium au moment de la pénétration dans le stomate en même temps que se produit la nécrose stomatique de l'hôte, n'a pu être étudié par suite de l'impossibilité de réalisation de croisements intergénériques. Mais on a constaté que pour l'hôte, le caractère « capacité de réaction nécrotique de ses stomates » présente une hérédité monofactorielle. Toutes les espèces examinées ayant ce caractère sont homozygotes pour l'allèle qui commande sa réalisation. Cet allèle est dominant par rapport à celui qui conditionne le caractère « absence de réaction nécrotique aux stomates ». L'espèce *V. vinifera* est homozygote pour ce dernier.

La cause de résistance limitant l'expansion du mycélium dans les tissus des Vitacées présente au contraire une hérédité polygénique. L'analyse biométrique des résultats de l'inoculation des descendances issues de croisements mettant en œuvre des espèces résistantes du genre *Vitis* et l'espèce très sensible *V. vinifera* a montré que l'action cumulative des gènes est le plus souvent de nature arithmétique et que parfois elle est de nature géométrique. Dans les croisements entre une plante résistante et l'espèce sensible *V. vinifera* nous avons montré qu'il intervient des phénomènes de dominance partielle de la part, soit des allèles de résistance, soit des allèles de sensibilité, ces phénomènes étant propres à chaque variété de *V. vinifera*. Le nombre de facteurs effectifs en ségrégation varie de 1 à 4.

Mis à part les phénomènes de dominance ou de recessivité partielles précédents, l'espèce européenne très sensible *V. vinifera* présente une faible hétérogénéité génétique en ce qui concerne le système polygénique qui commande la résistance à l'expansion du mycélium dans les tissus. Les variétés de cette espèce paraissent en effet pratiquement toujours sensibles, avec cependant des degrés dans cette sensibilité visibles notamment chez des descendants issus de l'autofécondation de ces variétés. Lors du semis de pépins provenant de l'autofécondation de l'une de ces variétés moins sensibles au mildiou on a obtenu une plante vigoureuse qui présente une constitution génétique déterminant une résistance certaine.

SUMMARY

Contribution to the study of the causes of resistance of Vitaceae to downy mildew (*Plasmopara viticola* (B. et C.) Berl. et de T.) and their inheritance.

This work includes a first part in which the causes of resistance of *Vitaceae* to downy mildew (*Plasmopara viticola*) are accurately defined. Owing to the results obtained, it has been possible, in a second part, to study separately the inheritance of the main causes of resistance, i.e. those which are of importance in breeding work.

Among these causes of resistance, there is first the one which leads to a necrosis of the mycelium formed by the zoospore when this latter sends out its germ-tube into the stoma. This necrosis which definitely stops the growth of mycelium occurs at the same time as the necrosis of the cells of the stomata, and of the stomatal air-cavity from which infection starts. The necrosis of the host appears on the leaves, 20 hours after contamination or inoculation. We have met this type of resistance in the species of the genera *Tetrastigma* and *Cissus*, which are phylogenetically very far from the genus *Vitis* to which belong the cultivated vines.

Among the genera *Parthenocissus*, *Ampelopsis* and *Vitis*, there are species which present a necrosis of stomatal cells from which infection starts without mycelium being also necrosed for this reason. In these conditions, either the growth of mycelium is stopped shortly after penetration into the stoma and in this case, the fungus does not form sporangiophores on the infected organ, or growth proceeds on, and the emission of sporangiophores occurs and these ones are then more or less limited by another cause of resistance which behaves towards the parasite like a factor of nutrition more or less abundantly present in the species, according to their more or less high susceptibility to mildew.

It is this latter cause of resistance which plays the greatest part in the determination of the general resistance to mildew of cultivated *Vitaceae* and it is this one which is implemented in breeding work.

During these researches, it has been shown that the stomatal necroses of the host, without any necrosis of mycelium, do not apparently play any part in the phenomena of resistance. In fact, among the F2 generations of crosses realised between a species of the genus *Vitis* showing necrotic stomatal reactions and a high resistance to mildew, and the european highly susceptible species *V. vinifera* which does not form any necrosis, it is possible to get very resistant plants, showing no necrotic stomatal reactions when infected with *P. viticola*.

Moreover, it has been also shown that the necroses present sometimes between the nervures on the limb of leaves of some resistant *Vitaceae*, appear only when the hygrometrical degree of air lowers under a certain level. These necroses are dessications of infected tissues which transpire much more than healthy tissues. When they appear shortly after the beginning of infection, they act like a source of resistance, by limiting the extension of the leaf-spots caused by mildew.

All these necrotic phenomena, unclearly defined until this present work, had made think until now, that the mildew resistance of cultivated vines was due to a phenomenon of hypersusceptibility of the host towards the fungus. The observations reported in this work showed that it is not the case.

When the changes in the receptivity of *Vitaceae* towards *P. viticola* have been studied, it has been proved possible to find in this fungus, physiological races having different virulences. One has seen that some origins of the parasite, isolated in nurseries of resistant vines where attacks of an unaccustomed severity occurred, could develop an increasing virulence for all the hosts showing as a cause of resistance, the more or less accentuated limitation of the expansion of the mycelium of *P. viticola.*

As for the researches made on the determination of the inheritance of the main causes of resistance of Vitaceae to *P. viticola,* the following results have been obtained.

The inheritance of the cause which involves the death of mycelium at the moment of penetration into the stoma, the stomatal necrosis of the host happening at the same time, could not be studied because it was found impossible to make intergeneric crosses. But it has been ascertained that, for the host, the character « capacity for necrotic reaction of its stomata » shows a monofactorial heredity. All the observed species having this character are homozygous for the allele which commands its realisation. This allele is dominant compared with the allele conditioning the character « absence of necrotic reaction to stomata ». The species *V. vinifera* is homozygous for this latter.

The cause of resistance limiting the expansion of mycelium into the tissues of *Vitaceae* presents, on the contrary, a polygenic heredity. The biometrical analysis of results of the inoculation of progeny issued from crosses using resistant species of the genus *Vitis* and the very susceptible species *V. vinifera* has shown that the cumulative action of genes is most often of an arithmetic nature and that sometimes it is of a geometrical nature. In the crosses between a resistant plant and the susceptible species *V. vinifera,* we have shown that phenomena of partial resistance occur, coming either from alleles of resistance, or from alleles of susceptibility, these phenomena being peculiar to each variety of *V. vinifera.* The number of effective factors in segregation varies from 1 to 4.

The previous phenomena of dominance or of partial recessiveness taken apart, the european very susceptible species *V. vinifera* presents a small genetic heterogeneity as for the polygenic system which commands the resistance to mycelium expansion into the tissues. The varieties of this species seem in fact to be always practically susceptible, with, however, degrees in this susceptibility visible more particularly in the progeny issued from the self-fertilization of these varieties. By sowing seeds obtained by the self-fertilization of these varieties less susceptible to mildew, a vigorous plant has been obtained which presents a genetic constitution determining an unquestionable resistance.

ZUSAMMENFASSUNG

Beitrag zum Studium der Ursachen der Vitacäenwiderstandsfähigkeit gegenüber Peronospora (*Plasmopara viticola* (**B u. C**) **Berl. und de T.**) **und ihre Vererbung.**

In dem ersten Teil dieser Arbeit wurden die verschiedenen Ursachen der Vitacäenwiderstandsfähigkeit gegenüber *Plasmopara viticola* bestimmt. Die Ergebnisse dieses Studiums ermöglichten dann, in einem zweiten Teil, eine Untersuchung der Vererbung der wichtigsten Widerstandsfaktoren, das heisst derjenigen die für die Züchtung massgebend sind, durchzuführen.

Unter den verschiedenen Widerstandsursachen sei zuerst diejenige zu erwähnen die eine Nekrose des Mycels selbst, in der Spaltöffnung hervorruft. Diese Nekrose stopt unwiederruflich eine Weiterentwicklung des Mycels und tritt zugleich mit der Nekrose der Zellen der betreffenden Spaltöffnung und derer Atemhöhle auf. Letztere Nekrose kann auf den Blättern, 20 Stunden nach der Infektion oder Inokulation beobachtet werden. Diese Widerstandsfähigkeitsursache wurde bei Sorten von den Gattungen *Tetrastigma* und *Cissus* gefunden, d. h. bei Gattungen die phylogenisch sehr verschieden von der *Vitis* Gattung sind.

Innerhalb der Gattungen *Parthenocissus*, *Ampelopsis* und *Vitis* gibt es Sorten die diese Nekrose der Spaltöffnungszellen aufweisen, ohne dass dabei das Mycel selbst eine Nekrose erleidet. Unter diesen Verhältnissen gibt es zwei Möglichkeiten :

1° Das Wachstum des Mycels wird, kurz nach seinem Eintritt in die Spaltöffnung, gehemmt, in welchem Fall der Pilz keine Konidienträger bildet.

2° Das Wachstum des Mycels geht weiter mit Entwickelung von Konidienträger, deren Weiterentwickelung mehr oder weniger durch eine andere Widerstandsfähigkeitsursache gehinder wird. Diese Ursache ist, für die praktische Widerstandsfähigkeit der Kulturvitacäen, sowie für die Züchtung, massgebend.

Die Nekrose der Spaltöffnungszellen (ohne Mycelnekrose) spielt höchstwahrscheinlich keine Rolle für die eigentliche Widerstandsfähigkeit. Dies konnte durch die Analyse von F 2 Generationen von Kreuzungen zwischen einer Vitisgattung und der Sorte V. vinifera nachgewiesen werden. Desgleichen wurde gezeigt dass die Internervalnekrosen die man oft bei widerstandsfähigen Vitacäen beobachten kann, nur dann zustandekommen wenn die Luftfeuchtigkeit unter einen gewissen Grad sinkt. Die Analyse dieser verschiedenen Nekrosen konnte den Beweis bringen, dass die Plasmoparawiderstandsfähigkeit der Kulturrebe, nicht, wie man es vielerorts annimmt, auf eine Uberempfindlichkeitserscheinung der Pflanze gegenüber dem Pilz zurückzuführen ist. Bei diesen Experimenten konnte ebenfalls beobachtet werden, dass *Plasmopara viticola* mehrere physiologische Rassen verschiedener Virulenz aufweist.

Untersuchungen über das genetische Verhalten der wichtigsten Widerstandsfähigkeitsursachen der Vitacäen gegenüber *P. viticola* ergaben folgende Resultate :

Die Vererbung der « nekrotischen Reaktion der Spaltöffnungen « wird monofaktoriel bedingt. Alle untersuchten Sorten die diese Eigenschaft besitzen sind homozygotisch hinsichtlich des verantwortlichen Allels ; dieses ist dominant gegenüber dem Allel das die Eigenschaft « Fehlen von nekrotischer Reaktion der Spaltöffnungen » bedingt, Eigenschaft für welche die Sorte *V. vinifera* homozygotisch ist.

Die Vererbung der Widerstandsfähigkeitsursache die eine Weiterentwickelung des Mycels in den Geweben der Vitacäen mehr oder wenig verhindert ist polygenisch : die kumulative Wirkung der in Frage kommenden Genen ist in der Mehrzahl arithmetischer Natur, manchmal auch geometrischer Natur. In mehreren Kreuzungen konnten wir, bei V. vinifera, Teildominanzen sowohl seitens der Widerstandsallelen als seitens der Empfindlichkeitsallelen nachweisen. Dabei schwankt die Zahl der effektiv aufspaltenden Faktoren zwischen 1 und 4. Mit Ausnahme dieser Teildominanzen weist die empfindliche Sorte *V. vinifera*, in Bezug auf das polygenische System dieser Widerstandsfähigkeitsver-

erbung, eine engbegrenzte Genenmannigfaltigkeit auf. Somit treten bei den verschiedenen Varietäten dieser Sorte nur geringe Empfindlichkeitsschwankungen auf. Durch Selbstung einer weniger empfindlichen Varietät gelang es uns einen kräftigen plasmoparawiderstandsfähiger Nachkomme zu erhalten.

Пополнение к изучению причин сопротивляемости « Vitacées » к « Plasmopara viticola » (B et C., Berl. et de T.) и их наследственной передачи.

Д. БУБАЛЬС.

РЕЗЮМЕ

Эти изыскания, в первой части, определяют причины сопротивляемости « Vitacées » к « Plasmopara viticola ». Благодаря полученным результатам, было возможно, во второй части, изучить, отдельно наследственную передачу главных причин устойчивости, тоесть, тех, которые имеют важность в работе мелиорации.

Между причин сопротивляемости, прежде всего, есть та, которая влечет к некрозу мицелия образованнаго зооспорой, когда она прорастает в стомат. Этот некроз, который останавливает окончательно развитие мицелия происходит одновременно с некрозом клеток стомата и подстоматной зоны, где начинается инфекция.

Некроз у хозяина появляется на листьях на сутки после заражения или инокуляции.

Мы нашли этот тип сопротивления у видов родов « Tetrastigma » и « Cissus », роды филогенетически очень отдаленные от рода « Vitis », который включает культурные виноградy.

У родов « Parthenocissus », « Ampelopsis » и « Vitis » есть виды у которых наблюдается некроз стоматных клеток, где начинается инфекция, но без некроза мицелия. В таких условиях развитие мицелия или прекращается после проникновения в стомат и грибок не производит спорангиофор на зараженном органе, или-же его развитие продолжается с образованием спорангиофор, которые ограничиваются другой причиной сопротивляемости, действующей на паразит как фактор питания, находящийся в большем или меньшем количестве у видов, более или менее чувствительных к мильдев.

Эта последняя причина сопротивляемости играет самую большую роль в общей устойчивости к « plasmopara » культурных « Vitacées » и ее употребляют в работах мелиорации.

В этих изысканиях было показанно, что стоматические некрозы, без некроза мицелия, повидимому не играют никакой роли в феноменах сопротивляемости. Так, в генерациях « F2 » скрещиваний видов рода « Vitis » с некрозными реакциями стоматов и высокой сопротивляемостью к мильдев, с европейским видом, очень чувствительным « V. vinifera », который не образует некрозов, возможно получить растения очень устойчивые, без образования некротических реакций стоматов при инфекции « P. Viticola ».

Кроме того, было показанно, что меж-жилочные некрозы листьев появляются у некоторых устойчивых « Vitacées », когда гигрометрическое состояние воздуха опускается ниже известнаго предела. Эти некрозы есть

высыхания пораженных тканей, теряющих более влаги чем здоровые ткани. Когда они появляются вскоре после инфекции — они действуют как причина сопротивления, уменьшая размеры поражения на листьях.

Совокупность некротических явлений, мало уточненных до настоящей работы, давала думать до сих пор, что сопротивляемость виноградов к мильдев была результатом сверх-чувствительности хозяина к грибку.

Наблюдения, изложенные в этой работе показывают неосновательность этой идеи.

При изучении изменений приемливости «Vitacées» к «P. Viticola» показанно, что можно встретить у грибка физиологические рассы с различной остротой проникания. Было видно, что некоторые происхождения паразита, изолированные в разсадниках устойчивых виноградов, где происходили необычно сильные поражения, могли показывать увеличение заразности на всех хозяевах имеющих причиной сопротивляемости ограничение, более или менее отмеченное распространения мицелия «P. Viticola».

Что касается изысканий определения способа наследственной передачи главных причин сопротивления «Vitacées» к «P. Viticola», были полученны следующие результаты.

Способ наследственной передачи причин влекущих гибель мицелия в момент проникновения в стомат одновременно с возникновением стоматическаго некроза растения — хозяина — не мог быть изученным из-за невозможности получить меж-родовое скрещивание. Было констатированно, что, для хозяина, характер, «способности к некротической реакции стоматов» представляет монофакториальную наследственность. Все разсмотренные виды, имеющие этот характер-гомозиготы, для алели, которая определяет его реализацию. Эта алеля доминирующая по отношению к той, которая определяет характер «отсутствия некротической реакции стоматов». Вид «V. Vinifera» является гомозиготным для последняго.

Причины сопротивляемости ограничивающей распространение мицелия в ткани «Vitacées» представляет, наоборот, полигенную наследственность.

Биометрический анализ результатов инокуляции потомства скрещивания устойчивых видов рода «Vitis» и вида, очень чувствительнаго «V. Vinifera», показал, что кумулятивное действие генов, чаще всего арифметическое и что, иногда, оно геометрическаго характера. В скрещиваниях между устойчивым растением и чувствительным видом «V. Vinifera», мы показали, что наблюдается феномен частичнаго доминирования со стороны, или-же алелей сопротивления или-же от алелей чувствительности, эти явления собственные для каждаго сорта «V. Vinifera». Число эффективных факторов сегрегации вариируется от 1 до 4.

Помимо предидущих явлений частичнаго доминирования или частичной рецесивности, европейский очень чувствительный вид «V. Vinifera» имеет очень слабую генетическую гетерогенность, что касается полигенной системы командующей сопротивлением к распространению мицелия в тканях. Действительно, сорта этого вида кажутся практически, всегда чувствительными но сразличной степенью чувствительности, видимой, в частности, у потамства полученнаго от само-оплодотворения этих сортов.

При высеве косточек, полученных от само-оплодотворения одного из сортов, наименее чувствительных к мильдев, было полученно сильное растение с генетическим составом определяющим безусловную сопротивляемость.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

ALLEN (F. Ruth). — A cytological study of *Puccinia triticina*, physiologic form 11 on Little Club wheat. *Journ. Agr. Res.*, **33**, p. 201-221, 1926.

ALLEN (F. Ruth). — A cytological study of orange leaf rust, *Puccinia triticina* form 11, on Malakoff wheat. *Journ. Agr. Res.*, **34**, p. 697-714, 1927.

ALLEN (P. J.). — Physiological aspects of fungus diseases of plants. *Ann. Rev. Plant. Physiol.*, **5**, p. 225-248. 1954.

ARENS (K.). — Physiologische Untersuchungen an *Plasmopara viticola* unter besonderer Berücksichtigung der Infektionsbedingungen. *Jahrb. für Wissenschaft. Bota.*, **70**, p. 57-157, 1929.

ARNAUD (G. et M.). — *Traité de Pathologie Végétale.* Paris (Lechevalier), 2 vol., 1831 pp., 1 atl., 1931.

ARNOUX (J.). — Quelques aspects de l'interprétation statistique des résultats en entomologie agricole. Cours conférences du *Centre de perfectionnement technique*. Maison de la Chimie. 28, rue Saint-Dominique. Paris. Fascicule n° 2987 — 18/5/1953.

BALDACCI (E.). — Alcune osservazioni sulla biologia della *Plasmopara viticola* nella infezioni artificiala in serra. *Atti, Ist. Bot. Lab. Crittogamico Pavia*, 5-V (I), p. 154-164, 1844.

BARRETT (J. I.). — Overwintering mycelium of *Plasmopara viticola* in the California wild grape *V. Californica*. *Phytopath.*, **29**, p. 822-823, 1939.

BARRETT (H. C.). — Black rot resistance of the foliage on seedlings in selected grapes progenies. *Proc. Am. Soc. Hort. Sc.*, **66**, 220-224, 1955.

BERGET (A.). — Y a-t-il des cépages indemnes de mildiou? *Rev. de Vit.* I. p. 9-11, 1898.

BERGET (A.). — Observations sur l'invasion du Rot gris en 1907. *Rev. de Vit.* 11, p. 509-511, 1907.

BERGET (A.). — Résistance comparée de divers cépages Viniferas au rot gris. *Rev. de Vit.*, II, p. 540-543, 1907.

BLACK (W.). — Inheritance of resistance to blight (*Phytophthora infestans*) in potatoes : interrelationships of genes and strains. *Proc. Roy. Soc, Edinburgh*, **64**, p. 312-352, 1952.

BLOCH (R.). — Defense reactions of plants to the presence of toxins. *Phytopath.*, **43**, p. 351-354, 1953.

BOUBALS (D.) et HUGLIN (P.). — Rapport sur un voyage d'études en Allemagne. Inédit, 1953.

BOUBALS (D.) et VERGNES (A.). — Essais de fongicides organiques dans la lutte contre le mildiou de la vigne effectués en 1953. *Ann. Epiphyties.* 2, p. 161-176, 1954.

BOUBALS (D.). — Amélioration de la résistance de la vigne au mildiou (*Plasmopara viticola* (B. et C.) Berlese et de Toni). Recherche de géniteurs de résistance. *Ann. Amél. Plantes*, 4, p. 481-525, 1956.

BOUBALS (D.). — Sur le comportement des Vitacées à l'égard du mildiou de la vigne (*Plasmopara viticola* B. et C. Berl. et de T.) *C. R. Ac. Sc.*, **244**, p. 1535-1537, 1957.

BOUBALS (D.). — Sur le comportement du mildiou de la vigne (*Plasmopara viticola* B. et C. Berl. et de T.) lors d'inoculations de cultures de tissus de Vitacées. *C. R. Ac. Sc.* **244**, p. 1816-1818, 1957.

BOSC (M.). — Cytologie des zoospores de *Plasmopara viticola* (B. et C.) Berl. et de T. *C. R. Ac. Sc.*, **220**, p. 407-409, 1945.

BOSC (M.). — Sur la structure des noyaux et la méiose de *Plasmopara viticola* (B. et C.) Berl. et de T. *C. R. Ac. Sc.*, **223**, p. 584-586, 1946.

BRANAS (J.). — Le mildiou sur les producteurs directs en 1930 à l'École Nationale d'Agriculture de Montpellier. *Prog. Agric. Vitic.*, 29, p. 56-61, 1931.

Branas (J.), Bernon (G.) et Bellet (H.). — Toxicité des électrolytes à l'égard du mildiou de la vigne. *Prog. Agric. Vitic.*, II, 32-33, p. 47-51, 1942.

Branas (J.). — Rapport général de pathologie viticole : le Mildiou, *Bull. O. I. V.*, 273, p. 59-99, 1953.

Brebion (G.). — Culture de l'*Uncinula necator* sur feuilles isolées de vigne *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **98**, p. 4-6, 1951.

Brebion (G.). — Méthode d'évaluation directe sur feuille de vigne isolée de la valeur antifongique (mildiou et oïdium) de produits ou de préparations nouveaux. *Phytoma*, 75, p. 7-10, 1955.

Bustarret (J.). — Variétés et Variations. *Ann. Agronomiques*, 3, p. 336-362, 1944.

Chai (C. K.). — Analysis of quantitative inheritance of body size in mice. I. Hybridization and maternal influence. *Genetics*, **41**, p. 157-164, 1956.

Chai (C. K.). — Analysis of quantitative inheritance of body size in mice. II. Gene action and segregation. *Genetics*, **41**, p. 165-178, 1956.

Chai (C. K.). — Analysis of quantitative inheritance of body size in mice. III. Dominance. *Genetics*, **42**, p. 601-607, 1957.

Coutinho (M. C. P.). — Melhoramento da videira. Seu aspecto particular da resistencia a *Plasmopara viticola*. *An. da Junta Nacional do Vinho*, p. 1-125, 1950.

Coutinho (M. C. P.). — Obtençao de videiras resistentes ao mildio. *Ann. Inst. Sup. Agron. Lisboa*, XIV, p. 175-183, 1952.

Coutinho (M. C. P.). — O comportamento de algunas videiras resistentes à *Plasmopara viticola*, perante a modificacao das condiçoes ecologicas. *Agronomia Lusitana*, XVII, p. 205-214, 1955.

Dalmasso (G.). — Le Viti americane e la lora resistenza alla *Peronospora*. *Ital. Agric.*, **86**, 4, p. 220-224, 1950.

Darlington (C. D.) et Mather (K.). — *The elements of genetics*. London (Allen and Unwin), 446 pp., 1949.

Darlington (C. D.) et Wylie (R. P.). — *Chromosome Atlas*. London (Allen and Unwin), 519 pp., 1955.

Debraux (G.) et Gavaudan (P.). — Culture du mildiou de la vigne et essai au laboratoire de la valeur anticryptogamique de quelques substances organiques et organo-métalliques. *Gall. Biol. Act.* I, 3-10. 1948.

Dimond (A. E.) et Waggoner (P. E.). — On the nature and the role of vivotoxins in plant disease. *Phytopath.*, **43**, 5, p. 229, 1953.

Dimond (A. E.). — Pathogenesis in the wilt disease. *Ann. Rev. Plant Physiol.*, **6**, p. 329-350. 1955.

Durquety (P. M.). — Au sujet des anomalies morphologiques et pigmentaires chez le *Vitis vinifera* L. *C. R. Acad. Sc.*, **242**, p. 2588-2589, 1956.

El Din Fouad (M. K.). — Studies on genetic and on chemically induced resistance of cucumber tissues to *Cladosporium cucumerinum* (Ell. and Arth.) *Mededelingen Van de Landbouwhogeschool te Wageningen*, **56**, 1-51, 1956.

Emberger (L.). — *Les plantes fossiles dans leurs rapports avec les végétaux vivants*. Paris (Masson et Cie), 489 pp., 1944.

Esau (K.). — *Plant Anatomy*. New-York (John Wiley and Sons), 735 pp., 1953.

Fallot (J.). — Cultures de tissus de quelques espèces et variétés du genre *Vitis* et leur comportement. *Bull. Soc. Hist. Nat. de Toulouse*, **90**, p. 163-172, 1955.

Fallot (J.). — Cultures aseptiques de tiges de vigne prélevées avant et pendant le repos hivernal. *Bull. Soc. Hist. Nat. de Toulouse*, **90**, p. 173-181, 1955.

Fennell (J. L.). — Future ideal grapes. *J. of Heredity*, **32**, p. 193, 1941.

Fennell (J. L.). — Inheritance studies with tropical grapes. *J. of Heredity*, **39**, p. 54-64, 1948.

FISHER (R. A.), IMMER (F. R.) et TEDIN (O.). — The genetical interpretation of statistics of the third degree in the study of quantitative inheritance. *Genetics*, **17**, p. 107-124, 1932.

GALET (P.), — Observations sur la résistance aux maladies des hybrides producteurs cultivés à l'École de Montpellier. *Prog. Agr. et Vitic.* 21-22, p. 300-307 ; 23-24, p. 325-330 ; 25-26, p. 353-358 ; 27-28, p. 11-15; 29-30, p. 50-53 ; 1950.

GALET (P.). — *Cépages et vignobles de France.* Montpellier (Déhan), I, 670 pp., 1956 ; II, 985 pp., 1958.

GÄUMANN (E.). — Types of defensive reactions in plants. *Phytopath.*, **36**, p. 624-633, 1946.

GAUMANN (E.). — *Principles of plant infection.* New York (Hafner), 543 pp., 1950.

GAUTHERET (R. J.). — *Manuel technique de culture des tissus végétaux.* Paris (Masson), 1942.

GOLOVINA (N. P.). — Caractéristiques comparées des échantillons de *Plasmopara viticola* en provenance de divers pays. *Bot. Mater. Otd. Sporov. Rasten. Bot. Inst. Komarova* S. S. S. R., **10**, p. 138-44, 1955.

GOTTLIEB (D.) et HART (H.). — Growth substances and the rust fungi (*Puccinia Graminis tritici*). *Phytopath.*, **33**, p. 724-728, 1943.

GRANHALL (I.). — Spontaneous and induced bud mutations in fruit trees. *Acta Agriculturae Scandinavica*, IV, p. 594-599. 1954.

GROSCLAUDE (G.). — Recherches sur le chancre du pêcher causé par *Fusicoccum amygdali* (Delacroix). *Ann. des Epiphyties*, 3, p. 397-419, 1956.

GUNTZ (M.) et PONCHET. (J.) — Essais de traitement du mildiou de la pomme de terre. *Phytiatrie et Phytopharmacie*, 2, p. 21-25, 1952.

HAWKER (L. E.). — *Physiology of fungi.* London (University Press Ltd.), 360 pp., 1950.

HAYES (H. K.), IMMER (F. R.) et SMITH (D. C.). — *Methods of plant Breeding.* New York, London (Mc Graw Hill), 531 pp., 1955.

HENNIGER (H.). — Untersuchungen zur Entwicklung und Variabilität von *Pseudopeziza tracheiphila* Müller-Thurgau. *Phytopath. Z.*, **22**, p. 1-34, 1954.

HORSFALL (J. G.). — *Principles of fungicidal action.* Waltham, Mass., U. S. A. (Chronica Botanica Company), 279 pp., 1956.

HUSFELD (B.). — Uber die Züchtung *plasmopara*widerstandsfähiger Reben. *Gartenbauwissenschaft*, **7**, p. 15-92. 1933.

HUSFELD (B.). — Zur Züchtung Krankheitswiderstandfähiger Kulturpflanzen. *Angew. Bot.*, XXV, 1-2, p. 115-125, 1943.

HUSFELD (B.). — Rebenzüchtung. Handbuch der Pflanzenzüchtung. V, p. 152-197. Berlin (P. Parey), 1949.

HUSFELD (B.). — Visite des délégués de l'O. I. V. à l'Institut d'amélioration de la vigne du Geilweilerhof. *Bull. Off. Int. Vin*, 269, p. 17-22. 1953.

HUSFELD (B.). — Uber die Beeinflussung der *Plasmopara* Resistenz interspezifischer Vitis-Kreuzungen durch das *vinifera* Genom. Atti del IX Congresso internazionale di genetica. *Caryologia*, vol. supp., p. 1124-1128, 1954.

IWATA (Y.). — Studies on the modes of penetration of several perenosporaceous fungi on their hosts and other plants. *Ann. phytopath. Soc. Japan*, **32**, 2-4, p. 97-108, 1943.

KREITLOW (K. I.). — A greenhouse bench moist chamber for large scale inoculations. *Phytopath.* **39**, p. 90-91, 1949.

KUHNHOLTZ-LORDAT (G.). — *Flore des environs immédiats de Montpellier.* I : La prospection phytopathologique, 117 pp., 1947. II : Les végétaux vasculaires et leurs parasites cryptogames, en collaboration avec G. BLANCHET, 457 pp., 1948. Paris (Lechevallier).

LAMOTTE (M.). — *Introduction à la biologie quantitative. Présentation et interprétation statistique des données numériques.* Paris (Masson), 369 pp., 1948.

LEPIK (E.). — Anatomische Untersuchungen über die durch *Plasmopara viticola* erzeugten Subinfektionen. *Zeitsch. f. Pflanzen. u. Pflanzenschutz*, XLI, 5, p. 228, 1931.

LEVADOUX (L.). — Étude de la fleur et de la sexualité chez la vigne. *Ann. Ec. Nat. Agr. de Montpellier*, XXVII, I, p. 1-89. 1946.

LEVADOUX (L.). — La sélection et l'hybridation chez la vigne, *Ann. Ec. Nat. Agr. Montpellier*, XXVIII, III-IV, p. 165-358, 1951.

LEVADOUX (L.). — Les populations sauvages et cultivées de *V. vinifera L.* *Ann. Amél. des plantes*, 1, p. 59-117, 1956.

L'HÉRITIER (Ph.). — *Traité de génétique.* Paris (Presses Universitaires de France), I, 343 pp., 1954.

LIMASSET (P.) et DARPOUX (H.). — *Principes de pathologie végétale.* Paris (Dunod), 334 pp., 1951.

LUTTRELL (E. S.). — Physiologic specialization in *Guignardia Bidwelli* cause of Black-rot of *Vitis* and *Parthenocissus* species. *Phytopath.*, **38**, p. 718-723, 1948.

MADEC (P.), PERENNEC (P.) et LAISSUS (R.). — Travaux effectués pendant la période 1945-1955 par le laboratoire de recherches sur la pomme de terre à Landerneau. *Ann. Amél. des Plantes*, **6**, 3, p. 330-353, 1957.

MAGIMEL (P.), DURQUETY (P. M.) et LEGRUX (P.). — Une méthode d'étude de la circulation des liquides dans la feuille du genre *Vitis*. *C. R. Acad. Sc.*, **241**, p. 1823-1825, 1955.

MARNEFFE (R. de) et DELHAYE (R.). — Recherches sur l'hybridation, la culture et les parasites de la vigne. *C. R. de recherches de l'I. R. S. I. A.* Bruxelles, **10**, p. 149-151, 1953.

MATHER (K.). — *Biometrical genetics.* London (Methuen), 162 pp., 1949.

MATHER (K.). — *Statistical analysis in biology.* London (Methuen), 267 pp., 1949.

MERSCHANIAN (A.). — Anatomisches Verfahren der Bestimmung der Widerstandsfahigkeit von Rebblattern gegen die *Peronospora*. *Das Weinland*, **8**, p. 33-36 et 144-147, 1936.

MERTENS (T. R.) et BURDICK (A. B.). — On the X ray production of « desirable » mutations in quantitative traits. *Amer. J. Bot.*, **44**, p. 391-394, 1957.

MILLARDET (A.) et GAYON (U.). — Recherches sur les effets des divers procédés de traitement du mildiou par les composés cuivreux. Bordeaux, p. 1-63, 1887 ; voir aussi *Jour. Agr. prat.*, 12 nov. 1885.

MOREL (G.). — Le développement du mildiou sur des tissus de vigne cultivés *in vitro*. *C. R. Ac. Sc.*, **218**, p. 50-52, 1944.

MOREL (G.). — Essais de laboratoire sur le mildiou de la vigne. *Rev. de Vit.*, **92**, p. 210-213, 1946.

MOREL (G.). — Méthode d'essai en serre des produits de lutte contre le mildiou de la vigne. *Ann. Epiphyties*, XIII, p. 59-61, 1947.

MOREL (G.). — Recherches sur la culture associée de parasites obligatoires et de tissus végétaux. Thèse de doctorat Université de Paris. Pub. in *Ann. Epiphyties*. XIV, p. 127-229. 1948,

MOREL (G.) et GAUTHERET (R. J.). — Pathologie végétale et culture des tissus. *Rev. Scient.*, **85**, p. 649-669, 1948.

MORROW (E. B.), DARROW (G. M.) et RIGNEY. (J. A.) — A rating system for the evaluation of horticultural material. *Proc. Am. Soc. Hort. Sc.*, **53**, p. 276-280, 1949.

MÜLLER (K. O.). — Uber den augenblicklichen Stand unserer Kenntnisse zur biologischen Spezialisierung des Krautfaüleerregers der Kartoffel (*Phytophthora infestans*). *Züchter*, **7**, p. 5-12. 1935.

MÜLLER (K. O.) et SLEUMER (H.). — Biologische Untersuchungen über die Peronosporakrankheit des Weinstockes. *Landwirtsch. Jahrbucher*, **79**, p. 509-576, 1934.

MÜLLER (K. O.) et LOTHAR BEHR. — Mechanism of *Phytophthora* resistance of potatoes. *Nature*, **163**, p. 498-499, 1949.

MÜLLER (K. O.). — Affinity and reactivity of Angiosperms to *Phytophthora infestans*. *Nature*, **166**, p. 392-395, 1950.

MÜLLER-THURGAU (H.). — Das Verhalten von Reben amerikanischer Abstammung gegenüber der *Peronospora*. *Landw. Jahrb. d. Schweiz.*, **38**, p. 608-613. 1924.

NAKASONE (H. Y.), et STOREY (W. B.). — Studies on the inheritance of fruiting height of *Carica papaya*. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sc.*, **66**, p. 168-182. 1955.

NYSTERAKIS (F.). — Recherches sur les causes de la résistance des vignes américaines et de leurs hybrides au *Plasmopara viticola*. Thèse de doctorat. Université de Toulouse. 140 pp., 1943.

OBIEDOFF (S.), BAQUERO (J.) et PEHLIVANOGLOU (D. V.). — *Le mildiou sur les producteurs directs*. Montpellier (Coulet), 43 pp., 1916.

OLMO (H. P.). — Empty seededness in varieties of *Vitis vinifera*. *Proc. Am. Soc. Hort., Sc.*, **32** p. 376, 1935.

OLMO (H. P.). — L'hybride *Vinifera* × *Rotundifiola* et sa valeur en amélioration. *Bull. O. I. V.*, 278, p. 68-75, 1954.

OKA (H. I.), LIN (K. M.). — Genic analysis of resistance to blast disease in rice (by biometrical genetic method). *The Japanese Journ. Genetics*, **32**, p. 20-27, 1957.

PATRIGEON. — *Le Mildiou* (*Peronospora viticola*), Paris, 215 p., 4 pl., 38 fig, 1887.

PETERSON (R. F.), CAMPBELL (A. B.), HANNAH (A. E.). — A diagrammatic scale for estimating rust intensity on leaves and stems of cereals. *Canadian Journal of Research*, **26**, Sec. C, p. 496-500, 1948.

PEYRONNEL (B.). — Fattori che influiscono sugli attachi della *Peronospora* della Vite. *Ann. Ac. Agric. di Torino*, XCI, p. 137, 1949.

PIOTH (L. C.). — Untersuchungen über anatomische und physiologische Eigenschaften resistenter und anfälliger Reben in Beziehung zur Entwicklung von *Plasmopara viticola*. *Z. Pflanzenzücht.*, **37**, p. 127-158. 1957.

PLANCHON (J. E.). — *Ampelidae*. Monographie des Ampélidées vraies (suite au *Prodomus systematis naturalis regni vegetabilis* de A. et C. de Candolle), V. Paris (Masson), 654 pp., 1887.

POWERS LE ROY. — Inheritance of quantitative characters in crosses involving two species of *Lycopersicon*. *Journ. Agr. Res.*, **63**, p. 149-174, 1941.

POWERS LE ROY. — The nature of the series of environmental variances and the estimation of the genetic variances and the geometric means in crosses involving species of *Lycopersicon*. *Genetics*, **27**, p. 561-575, 1942.

POWERS LE ROY. — Determining scales and the use of transformations in studies on weight per locule of tomato fruit. *Biometrics*, **6**, p. 145-163, 1950.

PRISTOU (R.) et GALLEGLY (M. E.). — Leaf penetration by *Phytophthora infestans*, *Phytopath.*, **54**, 2, p. 81-86. 1954.

PROCENKO (A.). — Novyj vozbuditel'mil' d'na Amurskom vinograde. *Vinodelie i. Vinogradarstvo*, **78**, p. 30-32. 1946.

RAVAZ (L.). — *Les vignes américaines. Porte-greffes et producteurs directs. Caractères. Aptitudes*. Montpellier (Coulet), Paris (Masson), 376 pp., 1902.

RAVAZ (L.) et VERGE (G.). — *Les conditions de développement du mildiou de la vigne* (*Recherches expérimentales*). Montpellier (Coulet), 61 pp., 1912.

RAVAZ (L.) et OBIEDOFF (S.). — Sur les variations de la résistance des grappes au mildiou. *Ann. Ec. Nat. Agr. Montpellier*, IX, II, p. 225-263, 1914.

RAVAZ (L.). — *Le mildiou. Caractères, conditions de développement. Traitement*. Montpellier (Coulet), 198 pp., 1914.

RAVAZ (L.) et VERGE (G.). — Le rougeau. *Ann. Ec. Nat. Agr. Montpellier*, XVIII, I, p. 5-37, 1923.

REHDER (A.). — *Manual of cultivated trees and shrubs hardy in North America.* London (Mac Millan) 2e édit., 1949.

ROGERS FERRIS (V.). — Histological study of pathogen-suscept relationships between *Phytophthora infestans* and derivatives of *Solanum demissum*. *Phytopath.* **45**, 10, p. 546-552, 1955.

SALOMON (R.). — Viniferas offrant une résistance au mildiou. *Rev. de Vit.* II, p. 314-316, 1917.

SALOMON (R.). — Viniferas offrant une résistance au mildiou. *Rev. de Vit.* II, p. 314-316. 1917.

SANTILLI (V.). — Summary of the Dissertation submitted in partial satisfaction of the requirements for the degree of Doctor of Philosophy : Grape downy mildew in California. University of California, Plant Pathology, June 1956.

SANTILLI (V.). — A physiologic form of *Plasmopara viticola* found for the first time. *Phytopath.*, **47**, p. 30, 1957.

SCHERZ (W.). — Zur Immunitatzüchtung gegen *Plasmopara viticola*. *Züchter*, **9**, p. 299-312, 1937.

SCHERZ (W.). — Ein Weg zur Züchtung gegen *Plasmopara viticola* resistenter Rebenformen durch Auffinden somatischer Mutanten innerhalb der Spezies *V. vinifera*. *Züchter*, **15**, p. 205-211, 1943.

SCHEU (H.). — Die Verchiebung des phänotypischen Bildes einer auf *Plasmopara viticola* Widerstandfähigkeit selektionierten E × A-F_2 Populationen. *W. u. R.* XX, p. 340-348, 1938.

SERBINOFF (I. L.). — La tacheture physiologique des vignes américaines. *Prog. Agr. Vitic.*, II, p. 227-232. 1926.

SNEDECOR (G. W.). — *Statistical Methods.* Iowa State College Press. 485 pp., 1946.

SNYDER (E.) et HARMON (F. N.). — Hastening the production of fruit in grape hybridizing work. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sc.*, **34**, p. 426, 1936.

SORGEL (J.). — Uber eine neue Kulturmethode für Mikroorganismen. *Züchter*, **21**, p. 322, 1951.

SRB (A. M.) et OWEN (R. D.). — *General genetics.* San Francisco (Freeman), 561 pp., 1952.

STAKMANN (E. C.). — Physiologic specialization in pathogenic fungi. *Proc. Int. Congress of Plant Science*, **2**, p. 1312-1330, 1929.

STANTON (W. R.). — The use of thin polythene sleeving for moist chambers in inoculation studies. *Phytopath.*, **41**, p. 476, 1951.

STELLWAAG (F.). — Rapport de pathologie viticole. Le mildiou, *Bull. O. I. V.*, 279, p. 107-119, 1954.

TOXOPEUS (H. J.). — Leaf testing as a method of genetical analysis of immunity from *Phytophthora infestans* in potatoes. *Euphytica*, **3**, p. 233, 1954.

TOXOPEUS (H. J.). — Reflections on the origin of new physiologic races in *Phytophthora infestans* and the breeding for resistance in potatoes. *Euphytica*, **5**, 3, p. 221-237, 1956.

VESSEREAU (A.). — *Méthodes statistiques en biologie et en agronomie.* Paris (J. B. Baillère), 381 pp., 1948.

VIALA (P.). — *Les maladies de la vigne.* Montpellier (Coulet), Paris (Masson), 595 pp., 1893.

VIALA (P.) et VERMOREL (V.). — *Ampélographie.* Paris (Masson), t. I, 718 pp., 1910.

VIENNOT-BOURGIN (G.). — *Les champignons parasites des plantes cultivées.* Paris (Masson), 1851 pp., 1949.

VINCENT (A.), PONCHET (J.), KOHLER (J.). — Recherche de variétés de blés tendres peu sensibles au pietin-verse : résultats préliminaires. *Ann. Amél. Plantes*, p. 459-472, 1952.

WAGGONER (Paul E.), WALLIN (J. R.). — Variation in pathogenicity among isolates of *Phytophthora infestans* on tomato. *Phytopath.*, **42**, p. 645-648, 1952.

WALKER (J. C.) et STAKMANN (M. A.). — Chemical nature of disease resistance in plants. *Ann. Rev. Plant. Physiol.*, **6**, p. 351-366, 1955.

WILLIAMS (C. F.). — Breeding perfect flowered Muscadine grapes. *Proc. Am. Soc. Hort. Sc.*, **64**, p. 274-278, 1954.

WHITE (P. R.). — *The cultivation of animal and plant cells.* New York (Ronald Press), 239 pp., 1954.

WRIGHT (S.). — The results of crosses between inbred strains of Guinea pigs, differing in number of digits. *Genetics*, **19**, p. 537-551, 1934.

WRIGHT (S.). — The genetics of quantitative variability. In *Quantitative inheritance.* Agricultural Research Council, London, p. 5-42, 1952.

YARWOOD (C. E.). — Detached leaf culture. *Bot. Rev.*, **12**, 1, p. 1-56, 1946.

ZILLIG (H.). — Wie entstehen Plasmopara Epidemien ? *Z.Pflkrankh.*, **52**, p. 83-91, 1942.

ZIMMERMANN (J.). — Selbstungen und Kreuzungen bei der Rebe. *Züchter*, **20**, p. 81-91, 1950.

Le Directeur-Gérant : B. LACLAVIÈRE.

Imprimerie Bussière à Saint-Amand (Cher), France. — 25-5-1959.

Dépôt légal : 2e trimestre 1959 *N° d'impression : 207*

CONTRIBUTION A L'ÉTUDE ÉCOLOGIQUE ET FOURRAGÈRE DES RÉGIONS NATURELLES DU FINISTÈRE

PAR

M. KERGUELEN

Laboratoire de Recherches sur les Plantes Fourragères, Rouen.

PLAN DU MÉMOIRE

INTRODUCTION

PREMIÈRE PARTIE

GÉNÉRALITÉS

I. — **Caractères physiques.**
- Morphologie.
- Climats.
- Géologie.
- Sols.
- Pédologie.

II. — **Caractères agricoles.**

III. — **Les bases de la division en régions naturelles.**

IV. — **Méthodes d'étude.**
- Analyses botaniques.
- Analyses chimiques.
- Observations diverses.

DEUXIÈME PARTIE

ÉTUDE DES RÉGIONS NATURELLES

I. — **Pénéplaine Bretonne Nord.**
- Caractères particuliers.
- Orientation agricole.
- Types d'herbages.

II. — **Bassin de Chateaulin-Porzay-Presqu'île de Plougastel.**

III. — **Pénéplaine Bretonne Sud.**

IV. — **Montagne d'Arrée.**

V. — **Montagne Noire. Presqu'île de Crozon.**

Troisième partie

DISCUSSION

I. — **Améliorations culturales.**
Prairies naturelles.
Prairies temporaires et artificielles.
Cultures fourragères.
Quelques résultats obtenus.

II. — **Améliorations dans l'élevage et l'alimentation du bétail.**

III. — **Problèmes économiques.**

CONCLUSIONS

RÉSUMÉ

BIBLIOGRAPHIE

INTRODUCTION

Nos régions de l'Ouest, et, plus particulièrement, celles dont le climat présente des caractères maritimes accusés, conviennent particulièrement bien aux cultures fourragères, à l'herbe et à l'élevage.

Telle est par exemple une des conclusions du rapport agricole du Plan C. E. L. I. B. (Comité d'Étude et de Liaison des Intérêts Bretons), sur l'aménagement de la région bretonne.

Cette notion intuitive de « vocation fourragère » doit cependant être précisée, car les régions naturelles agricoles, les microclimats, les types de sols, sont des plus variés.

Dans cette étude, nous nous proposons de définir les possibilités de la production et de l'utilisation des fourrages dans le département du Finistère, où nous avons pu faire des observations nombreuses en 1954-1955-1956 et 1957.

L'orientation fourragère de ce département ressort déjà des statistiques : sur 450 000 hectares environ de surface agricole utile, l'on peut compter 263 000 hectares, soit 58 p. 100 de surface fourragère principale (bovins-chevaux et porcins), à laquelle il faudrait rajouter 5 780 hectares de prés vergers, 5 800 hectares de cultures maraîchères qui laissent des sous-produits fourragers (fanes de Pois et de Haricots, feuilles de Choux-fleurs et d'Artichauts...).

Nous tenons à remercier MM. Coppenet, Directeur de la Station Agronomique de Quimper ; Madec et Pérennec de la Station d'Amélioration des Plantes de Landerneau ; MM. Viot, Directeur de l'École d'Agriculture de Bréhoulou, en Fouesnant, Le Saux, Directeur de l'École d'Agriculture du Nivot, en Lopérec ; MM. Bécam , Corbel, Cornec, Golven, Rosmorduc et Sizun, Conseillers agricoles ; M. Marrec, Plouvorn, Breton, Léon, Sizun, Frère, Saint-Derrien, Rolland, Plougonven, Lepage, Queménéven, Balay, Pleyben, agriculteurs ; MM. Bergeron et Genestine, Ingénieurs de la Direction des Services agricoles du Finistère, M. Salaün, Ingénieur au Centre d'Essais de Trévarez, pour tous les renseignements et l'aide précieuse qu'ils nous ont apportée au cours de cette étude fourragère.

Il conviendrait d'ajouter encore les nombreuses cultures dérobées.

Mais, pour préciser les conditions du milieu naturel, très variées dans ce département, nous découperons le territoire en « régions naturelles » plus homogènes, analysées séparément.

Nous définirons enfin diverses améliorations fourragères et zootechniques qui sembleraient convenir dans les différentes situations.

PREMIÈRE PARTIE

GÉNÉRALITÉS

I. — CARACTÈRES PHYSIQUES

Morphologie.

Deux chaînes hercyniennes s'étendent d'ouest en est : la Montagne d'Arrée au nord, la Montagne Noire au sud.

Ces chaînes délimitent 5 régions naturelles principales, qui sont, du nord au sud :

La Pénéplaine Nord.
La Montagne d'Arrée.
Le Bassin de Châteaulin.
La Montagne Noire.
La Pénéplaine Sud.

Les altitudes moyennes de ces collines ne sont pas considérables : dans la Montagne d'Arrée, 384 m au « Tuchenn Gador » (Signal de Toussaines) — 380 m au « Méné Mikel « (Mont Saint-Michel de Brasparts) — 384 m au Roc'h Trévézel ; et, dans la Montagne Noire, 330 m au Ménez'Hom, le point culminant de cette chaîne.

Les pénéplaines et le Bassin de Châteaulin présentent un relief assez tourmenté : vallées — échancrures marines, « rias » ou « abers ».

N'insistons pas sur ces questions morphologiques : notons cependant l'abondance des vallées, des rivières, des points d'eau et la pénétration des influences marines loin à l'intérieur des terres par de nombreux estuaires.

Les climats.

L'on décrit bien souvent le climat breton comme un climat océanique, à pluviosité bien répartie et abondante, à hivers doux.

Ce dernier caractère est le plus constant : les températures moyennes mensuelles peuvent dépasser + 7°C sur le littoral où les minima ne descendent guère au-dessous de — 5°C, et les périodes de temps doux

TABLEAU I. — *Précipitations et nombre moyen de jours de pluie.*

Stations	Altitude	Ind. Hyg.	Janvier	Février	Mars	Avril	Mai	Juin	Juillet	Août	Sept.	Octobre	Nov.	Déc.	Total
L'Aberwrac'h	30 m	101,1	84,9	66,1	60,0	50,0	52,6	38,1	38,0	56,3	81,6	58,7	112,9	85,4	784,6 mm
			20	15	13	16	12	12	12	13	17	17	18	18	183 j
Ile de Batz	45 m	76,6	63	52	48	44	31	37	35	45	46	77	81	86	641 mm
			22	15	14	15	14	9	12	13	11	16	19	19	178 j
Pointe Saint-Mathieu	17 m	87,9	68	67	62	51	38	37	38	51	47	80	83	93	715 mm
			17	14	12	11	10	7	7	8	13	17	15	16	147 j
Brest	44 m	98,9	90	72	63	59	43	44	50	55	55	101	101	109	842 mm
			24	16	15	16	16	10	13	15	12	17	20	22	196 j
Guipavas	98 m	106,9	104,9	78,4	72,5	93,8	70,4	68,1	51,3	51,1	54,6	84,5	128,5	131,6	989,7 mm
			23	18	13	15	13	14	14	15	19	17	18	20	199 j
La Forest-Landerneau	85 m	110,1	113,5	81,8	69,1	87,9	70,7	71,3	52,8	50,5	102,7	88,6	127,4	118,0	1 034,3 mm
			18	16	13	16	11	10	13	13	17	15	17	17	176 j
Morlaix	53 m	77,5	98,7	76,8	59,4	43,1	49,4	41,7	41,6	59,6	78,8	68,6	104,2	97,7	819,6 mm
			15	15	10	10	10	9	10	10	14	12	14	13	142 j
Pleyber-Christ	132 m	91,5	107,3	99,3	70,7	63,5	57,4	59,5	59,7	49,1	86,9	80,3	114,0	126,0	973,7 mm
			18	16	13	14	13	10	13	13	17	15	16	19	177 j
Lanvéoc	83 m	107,1	100,1	71,5	75,6	70,8	62,8	46,4	56,3	64,1	88,9	87,1	124,1	118,6	968,3 mm
			19	16	15	15	13	10	13	13	17	16	16	20	183 j
Châteaulin	—	—	98	84	83	74	59	51	64	70	66	113	112	136	1 010 mm
			21	14	13	15	14	9	13	14	11	17	18	19	178 j
Brennilis	—	139,8	174,0	118,3	116,1	110,3	87,4	87,8	82,7	70,4	148,7	136,9	146,2	170,3	1 449,1 mm
			19	17	14	15	15	11	14	15	18	18	17	19	192 j
Le Nivot, en Lopérec	—	—	144,3	122,8	101,3	87,5	95,6	75,2	82,4	114,8	116,8	112,8	145,6	136,1	1 332,8 mm
Le Goaker, Châteauneuf du Faou	—	107,1	114,2	75,4	74,3	76,3	75,0	56,7	55,1	65,3	162,0	83,8	122,5	149,0	1 109,6 mm
			19	18	13	15	12	11	14	15	19	17	16	18	187 j
Pointe du Raz	72 m	70,8	54	46	47	40	28	34	32	38	37	62	63	76	557 mm
			19	13	12	14	12	7	11	12	10	15	17	19	161 j
Pointe de Penmarc'h	17 m	84,2	81	61	65	54	38	35	44	45	49	90	90	97	749 mm
			21	14	13	15	13	8	12	12	10	15	18	19	170 j
Quimper	42 m	105,0	95	86	77	69	55	54	63	73	67	112	111	142	1 004 mm
			20	16	14	13	11	10	12	10	13	17	18	23	177 j
Fouesnant	60 m	94,8	99,1	82,4	70,5	57,9	51,0	50,8	59,3	61,6	71,4	101,0	100,0	143,4	948,4 mm
			15	12	12	13	11	11	10	10	12	16	17	19	158 j
Coray	231 m	120,9	142,7	89,9	79,3	91,5	84,1	64,7	54,7	62,8	171,2	122,2	145,6	144,3	1 253 mm
			17	14	12	15	11	9	12	12	15	15	15	16	163 j

(+ 10 à + 13°C) permettent souvent une croissance continue des graminées fourragères, en particulier du Ray-grass d'Italie.

Durant les hivers particulièrement rudes, la végétation est généralement protégée par de fortes couches de neige, notamment sur les régions côtières de la Pénéplaine Nord, la Montagne d'Arrée et la Montagne Noire.

Voici, à titre indicatif, quelques minima absolus enregistrés au cours des grands froids de février 1956 :

Ouessant	— 3,8°C
Pointe Saint-Mathieu	— 6
Ile de Batz	— 6
Pointe du Raz	— 7
L'Aberwrac'h	— 7,4
Lanvéoc, La Forest Landerneau	— 8,2
Guipavas, Quimper	— 9,5
Penmarc'h	— 9,6
Fouesnant	— 10
Pleyber-Christ, Coray	— 12
Morlaix	— 15

Dans les tableaux I, II et III, nous avons rassemblé quelques données climatiques : Précipitations, nombre moyen de jours de pluie dans le tableau I, températures moyennes mensuelles dans le tableau II.

TABLEAU II

Températures moyennes mensuelles.

	Janv.	Fév.	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.
Ile de Batz (1)	7,1	7,2	7,9	9,7	12,4	14,9	16,8	17,0	15,6	12,7	9,6	7,9
Ouessant Creac'h (1)	8,0	7,9	8,5	10,2	12,4	14,7	16,6	16,8	15,6	13,2	10,4	9,1
Pointe St-Mathieu (1)	7,3	7,3	8,2	10,0	12,8	15,2	16,9	17,1	16,0	12,9	9,8	8,5
Brest (1)	7,2	7,4	8,5	10,3	13,2	15,6	17,5	17,7	16,3	13,1	9,7	8,2
Pointe du Raz (1)	7,3	7,2	8,1	9,8	12,5	15,0	16,5	16,9	15,8	12,8	9,6	8,4
Pointe de Penmarc'h	7,2	7,9	9,0	11,4	14,3	16,5	18,5	18,8	17,4	13,9	9,5	8,4
Lanvéoc	6,0	5,8	8,0	10,7	12,8	14,7	16,4	17,3	14,9	13,0	9,3	8,9
L'Aberwrac'h	6,7	6,3	8,3	10,2	12,6	14,5	15,7	17,0	15,0	13,3	9,9	9,5
La Forest-Landerneau	5,5	7,4	8,9	10,7	13,1	15,2	16,4	17,4	14,7	12,7	9,1	8,4
Pleyber-Christ	4,8	4,7	6,9	9,9	13,2	14,9	16,4	17,4	15,0	12,2	7,9	7,6
Morlaix	5,0	4,4	6,8	9,4	12,3	14,2	16,1	16,9	14,4	12,0	7,5	7,2
Guipavas	5,5	5,2	7,4	9,7	12,1	13,9	15,5	16,7	14,0	12,4	8,8	8,6
Coray	4,9	4,6	8,4	9,8	13,5	15,1	16,4	18,1	14,0	12,5	8,1	7,9
Quimper (1)	6,4	6,6	7,9	9,9	12,9	15,6	17,3	17,0	15,5	12,1	8,5	7,4
Fouesnant	6,4	6,1	8,9	10,6	13,1	15,2	18,1	17,4	15,6	12,3	8,7	7,5

(1) Stations de la Météorologie Nationale.
Autres stations : observations privées — moyenne des années 1953 - 1954 - 1955 - 1956, données communiquées par le Service Départemental des Ponts et Chaussées.

En outre, nous avons calculé (tableau I) la valeur de l'indice hygrothermique d'AMANN pour diverses localités.

$$\text{Indice hygrothermique d'AMANN} = \frac{P \times T}{t7 - t1}$$

avec P : pluviosité annuelle, exprimée en centimètres ; T : température moyenne annuelle, en degrés centigrades ; *t7-t1* : écart des températures moyennes des mois de juillet et de janvier (°C).

Il s'agit donc là d'un « Indice d'Atlanticité », d'autant plus élevé que les précipitations sont plus abondantes, la température moyenne annuelle plus élevée et l'écart des températures entre le mois le plus froid et le mois le plus chaud plus réduit.

Cet indice s'abaisse donc lorsque le caractère d'aridité augmente : lorsque sa valeur descend au-dessous de 90, il semble que l'on puisse parler de microclimats « arides », aridité toute relative d'ailleurs.

Ces climats moins « atlantiques » sont, par paradoxe, localisés surtout dans les zones voisines de la mer, et dans le secteur de Morlaix, qui présente des caractères particuliers.

Nous avons complété ces données climatiques par le calcul de l'indice d'aridité de De Martonne, pour diverses localités, et pour les mois de mars à octobre.

Cet Indice, qui s'explicite par $12.\frac{P}{T+10}$ avec P. valeur des précipitations moyennes mensuelles (cm), T. température moyenne du mois, en degrés centigrades, figure dans le tableau III.

Tableau III

Indices d'aridité de De Martonne $I = \frac{12 \times P}{T + 10}$

Localités	Mars	Avril	Mai	Juin	Juillet	Août	Sept.	Octobre
Pointe de Penmarc'h	41	30,2	18,7	15,8	18,5	18,7	21,5	45,1
Pointe du Raz	31,2	24,2	14,9	15,4	14,5	16,9	17,2	32,6
Pointe de St-Mathieu	40,9	30,6	20,0	17,6	16,9	22,6	21,7	41,9
Ile de Batz	32,2	26,8	16,6	17,9	15,7	20,0	21,6	40,7
Brest	40,9	34,9	22,2	20,6	21,8	23,8	25,1	52,4
La Forest-Landerneau	43,9	51,0	33,7	34,0	24,0	22,1	49,9	46,8
Morlaix	42,4	26,6	26,5	20,6	19,1	26,5	38,8	37,4
Fouesnant	44,8	33,7	26,5	24,1	25,3	27,0	33,5	54,4
Quimper	51,6	41,6	28,8	25,3	27,7	32,4	31,6	60,8
Coray	51,4	55,4	43,0	31,0	24,8	26,8	85,6	65,2
Brennilis (1)	82,4	66,5	45,1	42,4	37,6	30,8	71,4	74,0

(1) Pour le calcul, nous avons pris les températures de Pleyber-Christ, sans doute très voisines de celles de Brennilis.

Il s'agit en fait d'un rapport sommaire entre les fournitures en eau, exprimées par la pluviosité et l'évaporation, figurée par la température (le terme + 10 a seulement pour but d'éviter des valeurs négatives).

Il semble bien que l'aridité soit marquée lorsque cet indice descend au-dessous de 20 et que la végétation soit presque stoppée pour des valeurs inférieures à 15. Cet indice ne tient cependant pas compte du vent, qui contribue à accroître l'évaporation, ni de la nature des sols, plus ou moins filtrants.

Pourtant, ce classement rapide des microclimats à la fois par l'indice d'AMANN et celui de DE MARTONNE correspond très bien aux observations que l'on peut faire sur la végétation.

Distinguons les climats des zones côtières, à sécheresse d'été très marquée, des climats de l'intérieur dont le caractère d'aridité s'atténue d'autant plus que l'on se rapproche des deux chaînes de montagnes.

Dans le tableau III, les quatre premières localités — Pointe du Raz, Pointe de Penmarc'h, Pointe Saint-Mathieu, Ile de Batz, donnent des exemples de climats côtiers — les cinq localités suivantes : Brest, La Forest-Landerneau, Morlaix, Fouesnant et Quimper des exemples de climats de transition ; enfin, Coray et Brennilis représentent des microclimats pluvieux, dont l'aridité est faible.

La tendance xérophytique de la végétation littorale est bien marquée par la présence d'espèces « méditerranéennes », y compris quelques espèces naturalisées originaires d'Afrique du Sud (Le Cap) (Photo nº 1).

Photo 1. — Végétation subméditerranéenne de dunes:
Association à *Lagurus ovatus*. Août 1955. Kerlouan (Côte nord).

Citons par exemple : originaires du Cap — *Helichrysum foetidum* (L.) Cass. (Brest-Le Conquet). — *Gnaphalium undulatum* L. (Côte Nord). — *Carpobrotus edulis* (L.) N, E. Br., (Perarridy en Roscoff, Ile de Batz, Brest.) ; et, originaires de la région méditerranéenne. — *Gastridium lendigerum* (L.) Gaud. — *Lagurus ovatus* L. — *Senecio Cineraria* D. C. (Le Pouldu). — *Helichrysum Stoechas* (L.) D. C. — *Diotis maritima* (L.) Sm. (Côte Nord)...

En matière fourragère, il faut donc prévoir dans ces régions côtières, la culture d'espèces résistantes à la sécheresse : Luzerne — Dactyle — Fétuque élevée pour l'été, ou à pousse surtout hivernale, comme le Ray-Grass d'Italie.

Sur les reliefs, l'on observe au contraire des pluviosités considérables : au voisinage de la Montagne d'Arrée, 1 333 mm au Nivot, en Lopérec, 1 449 mm à Brennilis, 1 181 mm à La Feuillée (281 m), et, au

voisinage de la Montagne Noire ; 1 110 mm au Goaker en Châteauneuf du Faou, 1 253 mm à Coray et 1 173 mm à Edern (207 m).

Ces pluviosités contribuent à la podzolisation des sols : l'on observe de nombreuses landes, et des tourbières, avec une végétation comportant beaucoup d'espèces baptisées « eu-atlantiques » et parfois quelques « arctiques ou circumboréales ». Citons seulement quelques « atlantiques » : *Agrostis setacea* Curtis, *Carex helodes* Link., *Elisma natans* Buch., *Carum verticillatum* (L.) Koch., *Oenanthe crocata* L., *Peucedanum lancifolium* Lange., *Sibthorpia Europaea* L., des espèces à tendances montagnardes : *Polystichum montanum* (Vogler) Roth. (Montagne d'Arrée), *Nardus stricta* L., *Juncus squarrosus* L. (Marais du Yeûn Elez-Montagne d'Arrée), *Malaxis paludosa* Swartz., *Viola palustris* L. (Montagne d'Arrée), *Eriophorum vaginatum* L.

Les climats généralement pluvieux observés dans les régions de l'intérieur permettent de réussir des espèces fourragères sensibles à la sècheresse : Ray grass anglais et parfois la Fléole.

Les températures des mois d'été, assez modérées, dépassent pourtant en moyenne + 18°C sur le littoral sud.

Le climat du département est donc caractérisé surtout par sa grande variabilité, avec des tendances « subméditerranéennes » sur les côtes, « atlantiques » humides à l'intérieur des terres : cette hétérogénéité implique des potentialités fourragères très différentes pour les diverses régions agricoles.

Géologie.

Au nord et au sud affleurent les roches cristallines, granits et granulites. Vers le nord, ce sont surtout des granits, parfois amphiboliques, des granulites, des diorites (diorite de Lannilis).

Au sud du département, affleurent des granulites de la bande de Cornouaille, bande qui se prolonge jusqu'en Vendée, avec granulites feuilletées, gneiss granulitiques...

Entre ces deux principaux socles cristallins, l'on peut observer une série de roches sédimentaires de l'ère primaire.

Au centre du département, entre Montagne d'Arrée et Montagne Noire, ce sont les schistes de Chateaulin, carbonifèriens (Dinantien).

De part et d'autre, l'on trouve, vers le nord, des terrains dévoniens :

— Quartzites et Schistes de Plougastel (1d — Gédinnien).
— Grauwacke du Faou, Schistes de Bolazec (2d — Coblencien).
— Schistes de Porsguen (3d — Eifélien).
— Schistes de Traouliors (5d — Frasnien).
— Schistes de Rostellec (6d — Famennien).

Ces trois derniers étages sont observés surtout en Presqu'île de

Plougastel. Plus au sud affleurent des terrains siluriens, dans la Montagne Noire :

— Grès Armoricain (1s — Ordovicien).
— Schistes d'Angers (2s — Ordovicien).
— Schistes et grès de Saint-Germain-sur-Ille (3s — Gothlandien).
— Schistes et calcaires de Rosan (4s — Gothlandien).

Ces derniers sont associées à des coulées volcaniques de tufs diabasiques.

Dans la région de la Baie de Douarnenez (Porzay) affleurent des schistes antécambriens (phyllades de Saint-Lô et schistes de Gourin) jusque vers Scaër-Gourin vers l'est.

De Brest à Landivisiau et Morlaix, des terrains Dinantiens, quartzites de la Roche Maurice, grès de Toulgoat sont associés plus à l'est à des terrains dévoniens, puis à des spilites, tufs, trachytes, dans la région de Trégor, à la limite du département des Côtes-du-Nord.

L'important massif granitique de Huelgoat, au centre du département, a développé une auréole de métamorphisme importante :

— Quartzites-leptolynites au contact des schistes de Plougastel (crêtes des Montagnes d'Arrée).
— Cornéennes au contact de la Grauwacke du Faou.

Des sables et graviers pliocènes recouvrent une grande surface au nord de Scaër (régions de Guiscriff-Leuhan-Roudouallec).

D'anciennes dunes sablonneuses (sables calcaires) s'étendent en arrière des côtes actuelles, par exemple à Santec, Goulven, en baie d'Audierne, entre Bénodet et Fouesnant.

Au voisinage de la côte nord, à l'est de Ploudalmézeau, notons l'existence de surfaces importantes de limons éoliens, du type « limon des plateaux », en recouvrement sur les granits, et les schistes. Ces terrains correspondent aux zones de cultures maraîchères les plus estimées.

L'on observe enfin un peu partout :

— des massifs et coulées d'amphibolites, de serpentines, pyroxénites (Tréogat-Peumérit-Lohuec), de quartz, kersantonite, microgranite ;
— des coulées volcaniques : tufs, diabases, spilites, dolérites.

Cette géologie du département est indiquée sommairement dans la carte I.

Sols

Les sols peuvent être classés en 4 grandes catégories :

— les sols dérivés des roches cristallines (granits-granulites). ;
— les sols dérivés des schistes ;
— le limon des plateaux ;
— les sables (dunes-graviers pliocènes).

Analyses physiques.

Le sol peut être caractérisé en premier lieu par les proportions de ses éléments.

Voici par exemple quelques analyses granulométriques effectuées à la Station Agronomique de Quimper, correspondant à l'horizon pédologique A.

	Granit	Granulite	Limon des plateaux	Schiste ardoisier
Argile < 2 μ	12,32	15,50	8,40	18,20
Limon	13,58	17,33	6,61	18,38
Sable fin	46,14	46,23	73,25	49,42
Sable grossier	15,03	11,55	4,22	4,57
Matière organique.	8,43	6,74	4,40	6,42
	%	%	%	%

Les sables de dunes comportent surtout sable fin, sable grossier ainsi qu'une forte proportion de calcaire (débris de coquilles) atteignant 50 à 60 p. 100 (voir analyse n° 7 du tableau V*bis*).

Ces sables, riches en carbonate de calcium avec des traces de carbonate de magnésium (1 à 4 p. 100) constituent le « Trez » employé comme amendement calcaire.

Un autre élément de l'analyse physique du sol est la structure : il ne semble pas que l'on trouve de sols à mauvaise structure, de sols « battants » par exemple.

La plupart des terres présentent une structure grumeleuse, avec, apparemment une forte proportion d'aggrégats stables.

Les sols paraissent souvent riches en matière organique : deux facteurs peuvent contribuer à cette richesse :

— l'importance de l'élevage, donc l'abondance de fumier,

— la fraîcheur des étés qui devrait correspondre logiquement à une activité réduite de la nitrification et de la destruction des matières organiques végétales.

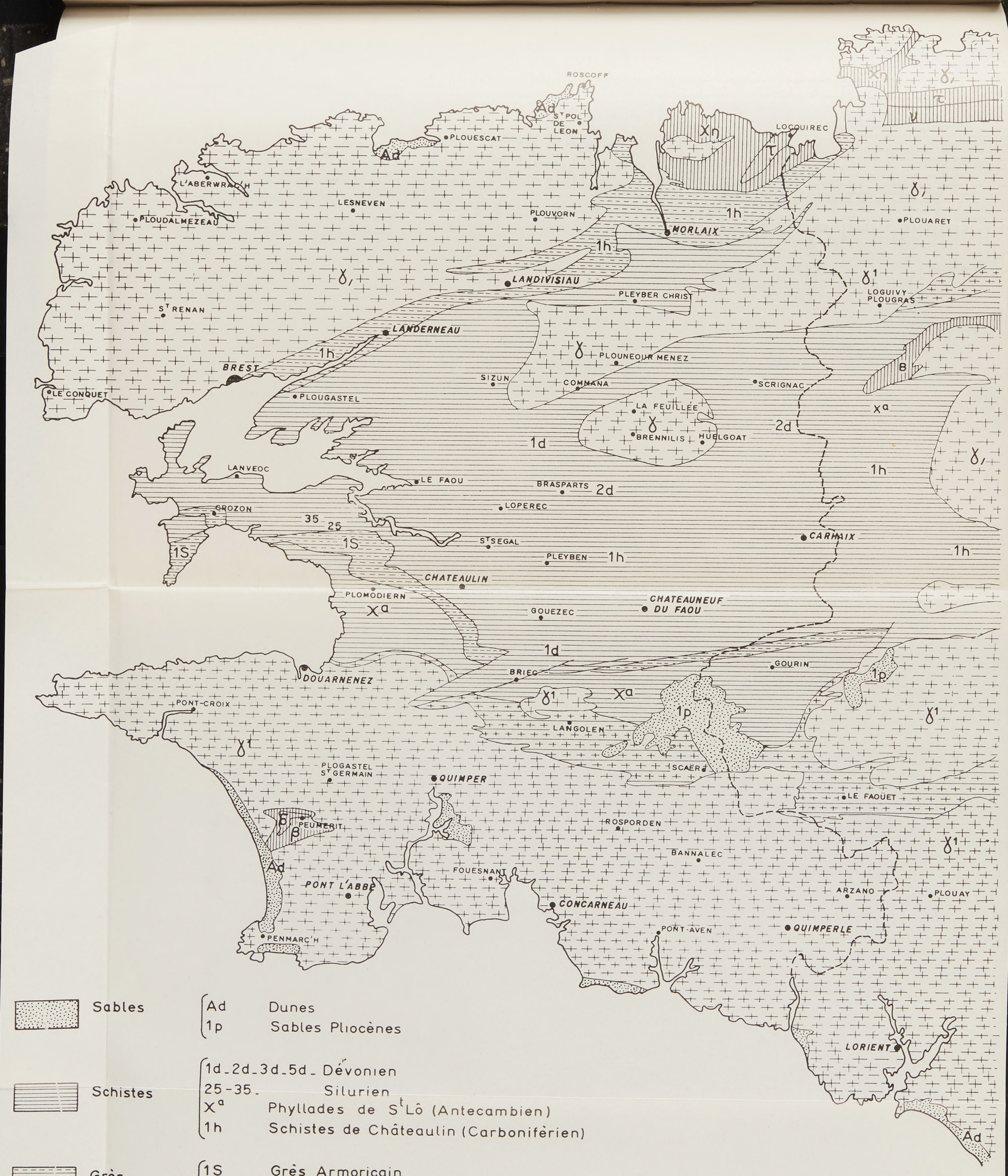
Aussi le travail du sol est-il en général assez facile et limité seulement par le manque d'épaisseur ou par la présence de rocs (filons de quartz).

Analyses chimiques.

La plupart des sols paraissent pauvres en calcium et en acide phosphorique.

Mais depuis plus de 50 ans, beaucoup de terres ont été enrichies par l'utilisation souvent massive des scories, et des amendements calcaires.

Il semble bien difficile de déceler la richesse d'un sol en acide phos-



Carte 1. — Géologie.

Carte 2. — Régions naturelles.

phorique par les seules méthodes d'analyse, surtout dans les sols de prairies : il semblerait que l'acide phosphorique soit engagé sous des formes d'extraction difficile par le réactif acétoacétique (réactif BARBIER-MORGAN).

L'on observe souvent, dans les sols d'herbages, une pauvreté apparente en acide phosphorique à l'analyse qui ne correspond nullement aux doses d'engrais phosphatés épandus précédemment, ni à la réaction favorable de la végétation.

Aussi nous sommes-nous souvent abstenus d'effectuer des dosages d'acide phosphorique dans les échantillons de terre prélevés.

Nous préférons appeler « sol bien pourvu en phosphore » celui qui reçoit régulièrement des fumures phosphatées suffisantes et donne de bonnes récoltes.

Des carences en oligo-éléments ont été notées, par MM. Y. COIC et M. COPPENET, de la Station Agronomique de Quimper (3).

Les déficiences de manganèse et de bore sont constatées à la suite d'apports excessifs d'amendements calcaires, en terres humifères.

Des carences en cuivre ont été signalées sur terrains granulitiques.

Si les effets de la carence en manganèse sont très graves sur quelques cultures comme l'Avoine, l'Orge, nous ne savons rien de ses répercussions possibles sur les graminées et légumineuses fourragères.

Pédologie.

L'on observe de nombreux types pédologiques de terres.

Les « Gleys » sont fréquents. Ce sont parfois des gleys typiques, à couche superficielle peu humifère ou peu épaisse : c'est le cas de prairies argileuses (« prat gwenn » ou « prairies blanches »), de terres de landes argileuses à sous-sol très imperméable.

Ce sont plus souvent des gleys humiques, caractérisés par une accumulation notable de tourbe, de débris végétaux plus ou moins humifiés au-dessus de la couche à gley, d'où le nom local de « prat dû » ou « prairies noires ».

Nous trouvons aussi des podzols variés : podzols typiques, de landes sèches, généralement à *Molinia Caerulea* et *Calluna vulgaris*, podzols humiques ou encore gleys podzoliques, fréquents dans les prairies irriguées, de la Montagne d'Arrée et de la Montagne Noire.

Les sols légèrement podzoliques et sols bruns lessivés représentent la plus grande partie des terres labourables : limons — sols sur schistes — sols sur arènes granitiques.

Il existe aussi des sols « rendzinoïdes » sur sables calcaires, et des sols squelettiques.

II. — CARACTÈRES AGRICOLES

Nous étudierons plus en détail les caractères agricoles lors de l'examen des principales régions naturelles.

Partout, sauf dans les vastes zones de landes, la région présente un paysage de bocage, avec parcelles entourées de talus, souvent plantés.

Signalons le morcellement des terres, l'exiguïté des champs, la surface réduite des exploitations (moyenne : 17 hectares), l'importance des talus qui couvrent souvent 4 à 10 p. 100 de la superficie, autant de facteurs qui défavorisent le développement rationnel de la mécanisation.

Si un gros effort d'arasement des talus est actuellement entrepris, les problèmes de remembrement se posent avec acuité.

Dans le tableau IV, nous avons fait figurer des données extraites des statistiques agricoles de 1954, par régions naturelles (Institut National de la Statistique et des Etudes Economiques).

TABLEAU IV

Statistiques agricoles

	Pénéplaine Nord	Bassin de Chateaulin et Porzay	Zone de Plougastel	Pénéplaine Sud Montagne Noire	Presqu'île de Crozon	Montagne d'Arrée	Total	% de la surface totale
							Has	
Blé	24 140	17 460	1 080	17 000	471	2 164	62 315	9,63
Orge de printemps	6 200	2 800	246	2 900	152	195	12 493	1,93
Avoine (hiver et print.)	12 144	8 640	304	14 350	213	1 730	37 381	5,78
Sarrazin	701	587	7	1 680	25	149	3 149	0,49
Pommes de terre	13 300	11 408	342	20 260	351	1 889	47 550	7,35
Betteraves fourragères	18 235	5 550	494	10 400	213	820	35 712	5,52
Prairies artificielles	13 583	9 430	671	10 000	177	608	34 469	5,33
Prairies temporaires	8 669	5 163	121	6 280	30	465	20 728	3,20
Fourrages annuels en culture principale	9 959	4 452	330	11 810	210	551	27 312	4,22
Terres labourables (total)	143 300	77 600	5 153	126 700	2 330	11062	366 145	56,61
Prés naturels	26 360	15 930	626	24 180	1 749	3 688	72 533	11,21
Vergers	962	983	204	3 540	—	89	5 778	0,89
Landes-Pâtis-Bruyères	58 701	24 331	1 796	41 067	6 798	12960	145 653	22,52
Surface totale	253 140	129 540	8 844	212 880	11545	30795	646 744	—
Nombre d'exploitations	10 961	8 310	967	13 679	729	1 642	36 288	
Surface moyenne d'une exploitation (has)	22,18	15,58	9,14	15,56	15,83	18,75	17,82	
Vaches laitières	85 896	41 029	2 796	79 772	2 530	6 079	218 102	
Bovins d'embouche	11 513	4 174	171	7 469	243	334	23 904	
Élèves de plus d'un an	33 812	17 989	982	31 153	496	2 787	87 219	
Élèves de moins d'un an	35 364	17 333	1 119	28 153	315	2 511	84 795	
Chevaux (total)	57 902	19 350	1 461	30 811	726	3 537	113 787	
Truies	11 460	6 254	4	14 199	145	189	32 251	
Porcs : plus de 6 mois	15 111	8 980	313	12 928	384	752	38 468	
moins de 6 mois	53 375	31 305	844	65 897	1 018	2 599	155 038	

L'on remarquera l'importance de l'élevage, auquel il faudrait rajouter l'aviculture, en plein essor.

Les céréales, culture « noble », les cultures maraîchères et légumières, et les plantes sarclées tiennent la plus grande part. Les surfaces en prairies permanentes sont relativement peu importantes vis-à-vis des autres surfaces fourragères.

Enfin, la surface de landes diminue constamment : depuis 1862, plus de 100 000 hectares ont été défrichés et mis en culture régulière.

L'utilisation actuelle d'outils adaptés à ces défrichements, comme le "rotavator," accélère cette tendance.

Comment l'évolution d'une agriculture pauvre vers une agriculture relativement prospère s'est-elle faite ?

Il semble que l'intensification a commencé par la région du Léon au XVIIIe siècle, avec diverses étapes signalées par Louis OGÈS (12) : introduction du Trèfle violet et de la Luzerne. Vers 1838 le Trèfle violet se répand, ainsi que le Panais ; le Trèfle incarnat vers 1850.

En même temps se développe un mouvement d'irrigation, avec des irrigateurs spécialistes venus des Vosges, en même temps qu'un mouvement de drainage. De cette époque date aussi la culture de l'Ajonc fourrager.

Mais l'essor de l'agriculture locale date de l'époque de création des voies de communication et de l'utilisation des engrais chimiques, au début du XXe siècle : transport des amendements calcaires en dehors des régions côtières, mouvement commercial, remplacement du Seigle et du sarrazin par l'Orge et le Blé, cultures spéciales — Pomme de terre de sélection, primeurs et légumes...

L'Agriculture garde encore cependant quelques traits archaïques qu'il est possible d'expliquer.

Lorsque les engrais minéraux étaient inconnus, les exploitants, sur un sol pauvre en éléments fertilisants, pratiquaient un système de culture fort logique dans ces conditions, système que GASPARIN a baptisé « hétérositique ».

Il s'agissait essentiellement d'une concentration des éléments fertilisants sur les parcelles mises en culture.

Le Système « hétérositique » proprement dit était une « Concentration dans l'espace » : les éléments minéraux extraits par la végétation naturelle des landes étaient prélevés sous forme de litière, transformée en fumier, puis apportés sur les faibles étendues alors cultivées.

Mais la concentration des éléments minéraux se faisait aussi sur place ; c'est-à-dire dans le temps : écobuage de la végétation des landes, enterrage des cendres, puis 2 ou 3 ans de culture, avant l'abandon à la flore naturelle — ou encore sols laissés en jachères plus ou moins longtemps.

On recueillait alors avec grand soin les pailles, litières, détritus végétaux. Le bétail était tenu aussi longtemps que possible en stabulation.

L'on peut ainsi s'expliquer la tendance à exagérer la durée de la stabulation hivernale alors que la pousse des plantes fourragères est presque continue, la tendance à élever " pour le fumier " et à préférer les céréales à paille abondante.

La pratique de la coupe de la lande pour litière existe encore dans la Montagne d'Arrée.

L'amélioration des cultures est actuellement très marquée, mais il reste beaucoup de progrès à accomplir pour l'élevage, surtout celui des bovins, tant pour la sélection et le choix des races que pour les méthodes d'élevage et pour l'alimentation, souvent négligée.

III. — LES BASES DE LA DIVISION EN RÉGIONS NATURELLES

Deux axes de crêtes, la Montagne d'Arrée et la Montagne Noire, délimitent 5 régions principales.

1° La Montagne d'Arrée.

Cette zone comprend la bande des quartzites de Plougastel (1 *d* des cartes géologiques) et notamment la partie de ceux-ci métamorphisée

Photo 2. — Landes de la Montagne d'Arrée
et tourbières du « Yeūn Elez » (communes de Brennilis et Botmeur).

au contact du massif granitique de Huelgoat (Photo 2). La Montagne d'Arrée comprend aussi ce massif et se prolonge vers l'est par les Landes du Méné, zone de terrains plus argileux, sur schistes gédinniens et coblenciens (2 *d* Schistes de Bolazec).

Nous y inclurons 3 communes des Côtes-du-Nord que nous avons pu étudier : Plougras , Loguivy-Plougras, et Lohuec.

2° La Montagne Noire.

Elle correspond à la bande de terrains d'âge Silurien (1S-2S-3S-4S) qui s'étend du sud de la presqu'île de Crozon jusqu'à la région de Gourin (Morbihan) et au massif granitique de Rostrenen (Côtes-du-Nord), d'ouest en est, en s'incurvant vers le sud-est au sud du Châteaulin et en se redressant au nord de Briec.

A cette région nous associerons la presqu'île de Crozon, de géologie fort complexe, avec les communes de Crozon, Camaret, Roscanvel, Lanvéoc, Landévennec, une partie des communes d'Argol et de Telgruc.

3° Le Bassin de Châteaulin.

Il comprend, entre les deux axes montagneux, la zone des schistes ardoisiers de Châteaulin (Dinantien), s'étendant de Châteaulin à l'Ouest

Photo 3. — Type de paysage de Bocage : Le Bassin de Châteaulin.

jusqu'à Maël-Carhaix et Rostrenen à l'est, ainsi que la partie des schistes tendres d'âge dévonien au sud de la Montagne d'Arrée, sur les communes de Rosnoën, Hanvec, Le Faou, la partie sud des communes de Brasparts, Loqueffret.

Nous associerons à ce Bassin de Châteaulin proprement dit :

a) La région de Plougastel : communes de Plougastel-Daoulas, Loperhet, Logonna-Daoulas, l'Hôpital-Camfrout et Daoulas.

b) La région du Porzay, en arrière de la Baie de Douarnenez, séparée du Bassin de Châteaulin par une partie étroite de la Montagne Noire.

Cette région correspond aux affleurements des phyllades de Saint-Lô antécambriennes et comprend les communes de : Saint-Nic, Plomodiern, Ploëven, Plonévez-Porzay, Cast, Quéménéven.

4° La Pénéplaine Bretonne Nord.

Cette zone, au nord de la Montagne d'Arrée est sensiblement limitée au sud par une ligne le Faou-Hanvec-Commana-Guerlesquin. Nous pouvons distinguer :

a) Le Littoral Breton Nord, correspondant aux régions maraîchères, où s'étendent les limons des plateaux.

(Découpage de la Carte des Régions Naturelles de l'I. N. S. E. E.).

b) La Pénéplaine Bretonne Nord proprement dite, avec, à l'est de la Penzé, le Trégor, et à l'ouest, le Léon.

En allant vers le Sud, l'on observe des zones de transition avec la Montagne d'Arrée.

5° La Pénéplaine Bretonne Sud.

On peut la définir comme le territoire qui s'étend au sud d'une ligne approximative : Kerlaz-Locronan-Briec-Gourin.

Elle comprend 2 zones principales :

a) Le Cap, région entre Douarnenez et la Pointe du Raz, au nord du Goyen.

b) La Cornouaille Occidentale, au sud de cette première région, et à l'ouest de l'Odet.

c) La Cornouaille Orientale à l'est de l'Odet, jusqu'à la limite du Morbihan.

Ce découpage est indiqué sur la carte n° 2.

IV. — MÉTHODES D'ÉTUDE

A. — Analyses botaniques.

Sur un peu plus de 70 herbages et quelques landes, nous avons effectué des analyses de la flore, en utilisant la méthode préconisée par De Vries en Hollande (5).

Ces estimations sont approximatives. La composition floristique varie avec les saisons et les années et chaque parcelle n'a pu être suivie. De plus, il pouvait exister au sein d'un même herbage, des zones d'hétérogénéité dont nous n'avons pas toujours tenu compte.

Enfin, pour des relevés effectués en général au mois d'août, des espèces sont absentes ou peu visibles. Ce sont : des espèces annuelles et fugaces

(*Trifolium subterraneum-Trifolium filiforme-Medicago Arabica- Bromus mollis*), des espèces bulbeuses ou rhizomateuses à végétation printanière (*Narcissus pseudonarcissus* L., *Scilla verna* Huds., *Endymion non-Scriptum* Garcke, *Asphodelus Arrondeaui* Lloyd, *Asphodelus albus* Mill- *Orchis Sp.*).

Quelques relevés botaniques ont été notés rapidement avec une échelle sommaire de fréquences.

+++ : espèce très abondante.
++- : espèce abondante.
-+ : espèce assez abondante.
— : espèce présente ça et là.
tr : espèce présente à l'état de traces.

La nomenclature botanique est celle de la flore FOURNIER.

B. — Analyses de laboratoire.

Analyses de terre.

Pour la plupart des échantillons de terres d'herbages nous avons uniquement prélevé la tranche superficielle jusqu'à 6 cm de profondeur, à l'aide d'une sonde spéciale.

Il semble en effet que, dans cette zone, se localisent la majeure partie des racines actives des vieux herbages. Beaucoup de parcelles examinées présentaient d'ailleurs un feutrage racinaire très net.

Sur chaque échantillon, nous avons mesuré :

1° La réaction du sol : pH eau et pH KCl.

2° La rétention en eau, d'après une méthode dérivée de la méthode BOYOUCOS.

C'est la quantité maxima d'eau retenue par le pouvoir capillaire et absorbant du sol par rapport à la masse de terre sèche.

3° Nous avons également dosé l'azote (méthode KJELDAHL) et le carbone (méthode ANNE).

Sur quelques échantillons, nous avons déterminé les cations échangeables, par percolation d'une solution normale et neutre d'acétate d'ammonium à travers 10 g de terre, puis déplacement de l'ion ammonium fixé par une solution de chlorure de calcium à pH 1.

La première percolation permet de doser les cations échangeables : calcium-magnésium-potassium-sodium, que nous avons exprimés en milliéquivalents par kg de terre sèche.

Il faut remarquer que la somme de ces cations est parfois supérieure, en milliéquivalents, au total des « cations échangeables », en sols calcaires : l'analyse n° 7 du tableau IV en est un exemple (aussi les n°s 23,24...).

L'acétate d'ammonium extrait en effet, dans ces cas, non seulement

calcium et magnésium « échangeable », mais aussi calcium et magnésium des carbonates.

Calcium et magnésium ont été dosés au complexon (acide éthylènediaminetétracétique, sel de sodium) ; potassium et sodium, à l'aide du photomètre à flamme.

Le problème de la détermination de l'acide phosphorique « assimilable » du sol n'a pas été résolu : il semble bien que le réactif acétoacétique « BARBIER-MORGAN » n'extrait de terres d'herbages que des quantités très faibles de phosphore, tandis que l'acide citrique à 2 p. 100 mobilise, dans ces sols souvent tourbeux, des quantités de fer et d'acides humiques qui gênent les dosages.

Analyses de fourrages.

Sur plusieurs échantillons de fourrages, nous avons dosé l'azote KJELDAHL, la cellulose brute, l'insoluble formique, les cendres (matières minérales).

Après minéralisation nitrique, nous avons aussi précisé les compositions minérales : phosphore-calcium-magnésium-potassium-sodium-silice et matières insolubles dans les acides forts.

C. — Observations diverses.

Nous avons suivi deux collections de comportement de graminées fourragères, l'une à l'Ecole d'Agriculture de Bréhoulou, en Fouesnant, l'autre à l'Ecole d'Agriculture du Nivot, en Lopérec.

DEUXIÈME PARTIE

ÉTUDE DES RÉGIONS NATURELLES

Nous n'aborderons dans cette partie que l'étude assez rapide des caractères spéciaux des diverses régions naturelles, afin de préciser notamment les tendances agricoles locales : types d'exploitations, cultures dominantes, assolements.

Par région, nous avons rassemblé un certain nombre de relevés botaniques d'herbages. Les parcelles étudiées ont, le plus souvent, été choisies en correspondance avec les terrains géologiques ; elles ont été prises au hasard pour leur mode d'exploitation.

Les compositions botaniques observées reflètent bien, à notre avis, les conditions moyennes d'entretien des herbages naturels ou temporaires dans les diverses régions.

Nous avons réservé pour la troisième partie de ce mémoire, l'étude des moyens d'amélioration des productions fourragères et animales, qui pourraient convenir aux diverses situations locales.

I. — LA PÉNÉPLAINE BRETONNE NORD

Caractères particuliers.

La Pénéplaine Bretonne Nord se prolonge dans le département des Côtes-du-Nord où l'on pourrait fixer sa limite sud à la route nationale Paris-Brest. Dans le Finistère, cette région s'étend sensiblement au nord de la ligne Hanvec-Guerlesquin qui constitue la face nord de la Montagne d'Arrée. Nous en excluerons la presqu'île de Plougastel, qui fait transition avec le Bassin de Châteaulin.

Cette Pénéplaine Nord peut se diviser en 3 parties principales :

1° Le Littoral Breton Nord, zone côtière à orientation maraîchère, caractérisée par la présence du limon des plateaux, mais dont les limites sont assez floues en tant que région agricole, en raison de l'extension des cultures de primeurs.

2° La Pénéplaine Nord, bien typique, au nord de la route Paris-Brest ;

3° Plus au sud, une région de transition avec la Montagne d'Arrée.

L'on pourrait aussi distinguer à l'ouest de Morlaix (division « folklorique ») ou à l'ouest de la rivière Penzé (division géologique), la région du Léon, surtout granitique et à l'est, la région du Trégor, correspondant à des terrains beaucoup plus variés.

Cette pénéplaine est entaillée de quelques vallées profondes, Aber Benoit, Aber Ildut, Aber Wrac'h, Penzé, rivière de Morlaix, Elorn.

Le climat, relativement sec dans les régions côtières (Ile de Batz, Pointe Saint-Mathieu), avec des minima de précipitations d'été très marqués, devient de plus en plus pluvieux lorsque l'on se rapproche de la face nord de la Montagne d'Arrée, sur laquelle viennent se condenser les brumes de la Manche (Commana, Sizun, Saint-Eloy, Plounéour, Ménez).

La zone de Morlaix, Plourin-Morlaix, Plouigneau, semble correspondre à un microclimat plus aride : hivers plus froids (— 15°C en 1956), étés assez secs. La présence dans les landes de cette région, de *Arrhenatherum Thorei*, graminée caractéristique des sables des Landes de Gascogne, est peut-être en liaison avec les conditions climatiques de cette micro-région.

En dehors de la région côtière et de ce secteur de Morlaix, le climat paraît caractérisé par une pluviosité régulière et surtout le nombre élevé de jours de pluie : 196 jours à Brest, 199 à Guipavas.

La rareté des gelées sur le littoral favorise la culture des primeurs. De nombreuses espèces végétales cultivées dans les jardins des régions

côtières indiquent cette douceur de l'hiver : Mimosas (*Acacia dealbata* Link *A. retinodes* Schlecht...), Agaves (*Agave Americana* L.), *Cordyline Australis* Hook f.

Caractères agricoles.

Au sud de la ligne Morlaix-Brest, la région est un bocage typique, avec talus plantés d'arbres, et exploitations petites ou moyennes, de 8 à 20 hectares.

Vers le nord, les arbres se raréfient et l'on trouve, sur un territoire agricole toujours très morcelé, soit des levées de pierres sèches, soit des talus plantés d'arbustes, ajoncs, taillés l'hiver en tant que fourrage, soit encore des haies brise-vent, avec Troènes (*Ligustrum ovalifolium* Hassk.), mais souvent des Escallonias (*Escallonia macrantha* Hook et Arn), ou parfois *Atriplex Halimus* L., le Lupin arborescent (*Lupinus arboreus* Sims.), les Tamarix (*Tamarix Anglica* Webb), des *Pittosporum* résistant aux vents marins et au sel.

Les exploitations de la région maraîchère du littoral Nord n'ont souvent qu'un élevage réduit.

Quelques-unes semblent même avoir abandonné l'élevage pour se consacrer aux cultures maraîchères, particulièrement là où la valeur vénale ou locative du terrain est très élevée : Roscoff-Santec-Sibiril. Cette solution semble correspondre assez souvent à une réduction de la capacité de production du sol, surtout marquée sur les rendements en Artichauts, et oblige l'exploitant à acheter à l'extérieur paille et fumier.

Le plus souvent, quelques bovins sont nourris avec les résidus des cultures, feuilles de Choux-fleurs, d'Artichauts, foin de Luzerne, ou de rares prairies temporaires. En outre, l'exploitant prévoit un minimum de Betteraves et de céréales, Blé en particulier, susceptible de donner de très bons rendements (l'on a pu observer jusqu'à 70 qx/ha), grâce aux assolements qui maintiennent un sol parfaitement propre et évitent la transmission du piétin-échaudage.

Quelques exploitations enfin, accordent une plus grande place à l'élevage, en adoptant la solution de la prairie temporaire, à laquelle on ne demande pas tant la durabilité qu'une forte production et l'enrichissement du sol en humus, très profitable aux cultures de primeurs, surtout aux Choux-fleurs.

Voici par exemple la répartition des surfaces dans une exploitation de 18 ha de Plouvorn :

— Artichauts : 4 ha.
— Betteraves : 1,5 ha.
— Blé : 4 ha.
— Orge : 1 ha.
— Luzerne : 0,5 ha.

— Prairies temporaires : 2,8 ha (Ray grass anglais, 1,8 ha. Dactyle 1 ha) et, en culture dérobée :

— Choux-fleurs : 5 ha.

— Ray Grass d'Italie. — Trèfle incarnat 1,5 ha.

Sur cette surface, l'exploitation nourrit 21 bovins de race armoricaine, dont 11 vaches laitières (4 500 litres par lactation environ).

Les successions de cultures varient. L'on peut noter, par exemple : Artichauts (plantés en mars dans des Choux-fleurs), 2 à 4 ans, Choux-fleurs (repiqués en juillet-août), Pomme de terre précoce (ou orge, ou betteraves), Choux-fleurs (ou Blé, ou encore prairie temporaire en culture dérobée ou pour 2 ans, suivie de Choux-fleurs).

L'on trouve aussi des successions telles que : Blé-Chou-fleur-Betterave (repiquée à écartements de 0,5 mètre, avec quelques choux-fleurs isolés en porte-graines)-Chou-fleur tardif, repiqué dans la Betterave, Artichauts repiqués dans les Choux-fleurs.

En dehors de cette zone maraîchère aux caractères très spéciaux, nous trouvons surtout des exploitations orientées nettement vers l'élevage, bovins, porcs et encore beaucoup de chevaux, avec polyculture de plantes sarclées, Betteraves, Choux et encore Rutabagas au nord de Brest, ou Panais, céréales (10 à 15 p. 100 environ), prairies artificielles ou temporaires, quelques prairies naturelles et des landes, abondantes dans le secteur de Morlaix, Plourin-Morlaix, Plouigneau et au voisinage de la Montagne d'Arrée.

Les troupeaux de bovins de race Armoricaine et rarement Froment du Léon, souvent mal nourris, produisent peu. Par contre, l'élevage du porc charcutier, l'aviculture, ont beaucoup progressé

C'est aussi dans cette zone de la Pénéplaine nord que l'on observe le plus de prairies temporaires (autres que des Ray-grass d'Italie), avec introduction réussie de la race bovine Normande.

Types d'herbages.

Nous avons fait figurer dans le tableau V, les relevés botaniques de quelques herbages.

Les relevés 1 à 3 correspondent à des surfaces pâturées, en sols relativement secs. L'herbage n° 1 représente une prairie temporaire mal établie par suite d'un semis sous couvert d'Avoine, en sol granitique et sous climat côtier sec.

Le relevé 2 au contraire correspond à une prairie temporaire à peu près typique de la région, dégradée par le surpâturage, caractère du mode d'exploitation que nous retrouvons dans le relevé 3, prairie naturelle de la région de Ploudaniel. La flore tend vers l'*Agrostis tenuis*, avec Trèfle blanc, Brunelle... plantes à rosettes.

Tableau V. — *Pénéplaine Nord, types d'herbages.*

Noms scientifiques	Noms communs	Relevés					
		1	2	3	4	5	6
		%	%	%	%	%	
Graminées							
Lolium italicum A. Br.	Ray grass d'Italie.			6,06			
Lolium perenne L.	Ray grass anglais.		20,86	6,06			
Total bonnes graminées			20,86	12,12			
Poa trivialis L.	Pâturin commun.		2,88	4,54	3,03		
Agrostis gigantea Roth		14,10		1,52	10,61	1,35	
Agrostis stolonifera L.		26,92	5,03	1,52	4,54	1,35	
Holcus lanatus L.	Houque laineuse.		0,72	4,54	33,33		+++
Glyceria fluitans (L) R. Br.					24,24		
Total graminées médiocres		41,02	8,63	12,12	75,75	2,70	
Agrostis tenuis Sibth.		11,54	6,47	27,27			
Anthoxanthum odoratum L.	Flouve odorante.			13,64	7,58		++
Cynosurus cristatus L.	Crételle.		0,72				
Poa annua L.	Pâturin annuel.	14,10	0,72				
Festuca ovina L.	Fétuque ovine.		0,72				
Danthonia decumbens (L) Lmk-D.C.						1,35	+
Agrostis canina L.						5,40	
Molinia caerulea (L) Moench	Molinie.					17,57	
Total mauvaises graminées		25,64	8,63	40,91	7,58	24,32	
Légumineuses							
Trifolium repens L.	Trèfle blanc.	1,28	21,58	28,79			
Lotus uliginosus Schk	Lotier des marais.	3,85			1,51		+
Lotus corniculatus L.	Lotier corniculé.	1,28					
Trifolium filiforme L.			0,72				
Total légumineuses		6,41	22,30	28,79	1,51		
Divers							
Plantago lanceolata L.	Plantain lancéolé.		0,72	3,03			++
Taraxacum officinale Weber	Pissenlit.		1,44				
Hypnum sp.	Mousses.		2,88		1,51		
Brunella vulgaris L.		1,28	9,35	1,52			
Juncus lamprocarpus Rchb	Joncs.				10,62	1,35	—
Bellis perennis L.	Pâquerette.		4,32				
Centaurea pratensis Thuill.	Centaurée.		0,72				
Hypochaeris radicata L.	Porcelle.		5,75				
Ranunculus repens L.			8,63				(tr.)
— acer L.	Renoncules.						tr.
— Flammula L.						1,35	
Galium sp.					3,03	1,35	
Sagina apetala Ard.		1,28	3,60				
Spergularia campestris (All.) Asch.		2,56					
Rumex Acetosella L.	Petite oseille.	5,13					
Polygonum aviculare L.		8,97					
Hydrocotyle vulgaris L.						16,22	+
Carex ampullacea Good.						27,02	+
Cardamine pratensis L.							—
Comarum palustre L.						5,40	
Hypericum Helodes L.						6,76	
Cirsium Anglicum Lobel						4,05	
Potamogeton fluitans Roth						1,35	
Espèces variées		7,71	2,17	1,51		8,13	
Total « divers »		26,93	39,58	6,06	15,16	72,98	

Tableau V *bis*

Relevés botaniques.

1. — Plourin : pâture dégradée, anciennement semée. Sur granit de l'Aber Ildut (γ^2), faciès sec.
2. — Saint-Urbain : prairie temporaire dégradée (surpâturage), sur grès de Landévennec (d^1).
3. — Kéraïber en Ploudaniel : pâture sur granit de Kersaint (γ^1).
4. — Keraïber en Ploudaniel : prairie de fond de vallée, souvent inondée, tourbeuse (Gley humique).
5. — Plouïder : vallée de Quillimadec, prairie marécageuse sur tourbe.
6. — Sizun : prairie de la vallée de l'Elorn, sur tourbe.
7. — Anse de Goulven : herbages fauchés (litières), sur sables (ancienne dunes marines) : *Briza media* L.$^{+++}$, *Lotus corniculatus* L.$^{+}$, *Festuca arundinacea Schreb*$^{+}$, *Hypnum* Sp^{++} *Festuca ovina* L., *Dactylis glomerata* L. (tr.), *Trifolium fragiferum* L., *Melilotus officinalis* L., *Medicago minima* L., *Plantago lanceolata* L., *Carex glauca* Murr, *C. distans* L., *C. pulicaris* L., *Epipactis palustris* Crantz, *Schoenus nigricans* L., *Linum Catharticum* L., ... et arbustes : *Ulex Europaeus* L., *Salix Cinerea* L., *Prunus Spinosa* L., *Populus Alba* L.

Analyses de terre — Couche 0-6 cm	1	2	3	4	5	6	7
pH eau	5,9	6,0	6,3	4,6	4,5	3,0	7,6
pH KCl	5,5	5,0	5,6	4,3	4,0	2,6	7,3
Rétention en eau % M. l.	64	128	67	287	224	197,5	38,2
Matières organiques (perte à la calcination % M. S.	5,9	11,8	8,0	56,2	48,7	32,7	
C %			3,96	33,6	18		
N %	0,39	0,30	0,35	2,50	1,56	1,19	0,23
CO_3Ca			0,09				62,0
Cations échangeables meq/kg M. S.							
Cations totaux	300	128				351	19,0
Calcium	59	80					74,6
Magnésium	12,5	5					7,6
Potassium	2,4	1,6				2	0,3
Sodium	5,2					5,5	1,3
Barbier-Morgan mg/kg. M. S.							
P_2O_5						8	10
K_2O						78	32,5

En herbages pâturés secs, l'on retrouve ces quelques espèces, souvent accompagnées d'*Achillea millefolium* et même *Anthemis nobilis*, en cas de surpâturage sévère.

Les relevés 4 à 6 correspondent au contraire à des prairies fauchées irriguées, parfois même inondées, type d'herbage surtout fréquent au voisinage de la Montagne d'Arrée. *Holcus lanatus* domine, avec la Flouve odorante, les Joncs, et parfois *Glyceria fluitans*.

Le relevé 5 représente un type d'herbage particulièrement dégradé des marais de la vallée du Quillimadec, avec *Molinia caerulea*, *Carex ampullacea*, et *Hydrocotyle vulgaris* dominants, végétation à rapprocher de celle de quelques prairies tourbeuses de la Montagne d'Arrée centrale (Brennilis, Saint-Herbot).

Les analyses n°s 4 et 6 coïncident avec les compositions botaniques moyennes de bien des herbages de fauche irrigués du département ; la première prairie est particulièrement marécageuse (tourbe et ruisseau mal curé), à *Glyceria fluitans*, la seconde (n° 6) est moins sujette aux inondations, mais irriguée et peu fertilisée et exceptionnellement acide (pH 3,0).

Une bonne méthode d'amélioration de pareils herbages semble le retournement et la mise en culture, partout où cela est possible en prairies temporaires de Ray-grass d'Italie, après drainage.

Sur défriches de prairies à *Holcus lanatus* et Joncs, les Ray grass d'Italie, le Ray grass Anglais, s'implantent bien, ainsi que les Choux. En parties plus sèches, à *Agrostis tenuis* dominant, le Dactyle réussit bien, ainsi que Choux et Betteraves.

Le relevé n° 7 donne quelques indications sur la végétation de pacages assez négligés de la zone sableuse de l'Anse de Goulven : *Briza media*, Mélilot, *Schoenus nigricans* dominent, mais nous trouvons la Fétuque élevée, le Dactyle.

Il s'agit là, de sables très filtrants, calcaires, sous micro-climat sec et venteux.

Le tableau ci-dessous correspond aux analyses de terres de parcelles diverses, en complément du tableau V *bis* (terre de 0-6 cm, sauf D = 0-15 cm).

	A	B	C	D	E	F
pH eau	4,9	5,1	5,1	7,6	6,1	6,0
Rétention en eau % M. S.	57,6	93,2	96,1	29,2	208	38
Perte à la calcination % M. S.	7,6	12,2	10,3	3,7	40	9,9
N. %	0,31	0,47	0,40	0,11	1,7	0,42
CO_3Ca				62,0		
Cations échangeables méq/kg M. S.						
Cations totaux	94	125	120	7	399	140
Calcium	38	33	34	95	427	116
Magnésium	3,2	12,6	10,4	3,3		20,3
Potassium	1,8	2,8	2,2	3,3	11,5	6,9
Sodium	2,8	3,2	4,0	2,4		3,5
Indices Barbier-Morgan mg/kg M. S.						
K_2O	31	63	47	131		112
P_2O_5	10	8	8	60		8

A. — Sizun : pâture à *Agrostis tenuis* dominant.
B. — Sizun : pré irrigué de la vallée de l'Élorn, à *Holcus lanatus*.
C. — Sizun : pré irrigué de la vallée de l'Élorn, à *Holcus lanatus*.
D. — Goulven : terre de culture (Betteraves), sur anciennes dunes. Sols sableux, fumés au goémon.
E. — Coat-Méal : pré irrigué à Flouve et Houque laineuse (chaulage récent),
F. — Loc-Eguiner : prairie temporaire, récemment semée en Dactyle et Trèfle blanc.

II. — BASSIN DE CHATEAULIN-PORZAY PRESQU'ILE DE PLOUGASTEL

Caractères particuliers.

Dans la première partie de cette étude, nous avons défini les limites approximatives du Bassin de Châteaulin, du Porzay et de la presqu'île de Plougastel.

Rappelons que ces régions correspondent surtout à des affleurements de terrains schisteux : schistes carbonifériens et dévoniens dans

le Bassin de Châteaulin, dévoniens dans la zone de Plougastel, anticambriens dans le Porzay.

Dans le département du Finistère, le Bassin de Châteaulin forme une région bien homogène, bien que sa partie orientale, c'est-à-dire la région de Carhaix-Poullaouen soit parfois baptisée « landes de Châteaulin et de Pontivy ».

Le Bassin de Châteaulin est en réalité séparé du bassin de l'Oust et du Blavet (Loudéac-Pontivy) par le massif granitique de Rostrenen.

La partie orientale du Bassin de Châteaulin, depuis Châteauneuf-du-Faou jusqu'à Carhaix, se caractérise par un relief plus accentué, des landes et des forêts plus nombreuses.

Le climat, assez sec dans la presqu'île de Plougastel et la région littorale du Porzay, devient de plus en plus humide lorsque l'on s'avance vers les collines et la pluviosité annuelle avoisine alors un mètre.

Parallèlement, les hivers deviennent plus froids dans l'est de cette région.

Caractères agricoles.

La zone de Plougastel comporte surtout de petites exploitations, moyenne 9 hectares. Dans ces fermes de polyculture, les landes sont encore assez nombreuses (20 p. 100), puis nous trouvons : Blé (12 p. 100) — prairies artificielles (7,6 p. 100) — prairies naturelles (7 p. 100)...

Quelques cultures de primeurs sont à noter, notamment celle du Fraisier. Par contre, il semble que l'élevage y soit assez négligé.

Le Porzay au contraire correspond à des exploitations plus importantes, 12 à 25 hectares, moins morcelées.

Parmi les principales cultures, notons la Pomme de terre de sélection, les céréales et le Ray grass d'Italie, dont la semence est ici produite depuis près de 30 ans.

Ce Ray grass d'Italie, cultivé en partie pour le pâturage d'hiver, en partie pour le foin (1e coupe), en partie pour la graine (2e coupe) est toujours inclu dans l'assolement et dure généralement 2 ans.

Semé à forte dose, 50 à 60 kg/ha, le Ray grass suit un Blé ou une Pomme de terre et donne, après un pâturage d'hiver éventuel ou des coupes d'herbe, une coupe de foin de 6 à 7 tonnes/ha en fin mai-juin, puis une récolte de semences sur la deuxième épiaison, vers le mois d'août, 6 à 10 q/ha dans les meilleures conditions.

Il semble que cette population de Ray grass d'Italie du Porzay soit assez voisine de la population « Ray grass d'Italie *de Mayenne* », d'après plusieurs essais culturaux comparatifs.

Une autre culture se répand : celle du Haricot pour la conserverie. Souvent semé après Ray grass d'Italie, parfois sur défriche de prairie,

il peut fournir jusqu'à 7 à 8 tonnes/ha. de Haricots verts et laisse après 7 à 8 cueillettes, les fanes, parfois pâturées sur pied, fourrage intéressant.

Les successions de cultures varient. L'on observe souvent la suivante : plante sarclée (Haricot-Petit pois-Pomme de terre-Betterave) Blé-céréale secondaire-Ray grass d'Italie (1 ou 2 ans) plante sarclée-Blé-céréale secondaire-Trèfle violet...

Dans la région maritime du Porzay (Sainte-Anne-la-Palud — Ploëven — Saint-Nic), la Luzerne remplace le Trèfle violet, décimé par l'Orobanche, et réussit dans des terres lourdes, mais fortement amendées, et saines.

L'élevage bovin est important, mais le cheptel peu sélectionné et alimenté assez irrégulièrement, produit peu. Nous sommes là à la limite des races bovines « Bretonne Pie Noire « et « Armoricaine « et les troupeaux, très mélangés, ne sont guère sélectionnés.

Dans le Bassin de Châteaulin, nous retrouvons sensiblement les mêmes activités : pomme de terre de sélection, élevage des porcs important, céréales.

Chombart de Lauwe et Morvan, dans une étude économique sur la région de Port-Launay et de Saint-Ségal, donnent les importances relatives des diverses spéculations agricoles, exprimées en pourcentage du revenu brut :

Produits laitiers 18,2 p. 100 — porcs 18,1 p. 100 — bovins 6,7 p.100... au total, produit animaux 45,8 p. 100, puis Pommes de terre de semence 27,4 p. 100 — Blé 8,7 p. 100 — Petits pois 2,8 p. 100... au bas de l'échelle pommes à cidre 0,5 p. 100 (en 1953-54).

Ces auteurs font remarquer l'importance des spéculations animales, souvent méconnue des exploitants et l'intérêt de l'intensification fourragère.

L'on peut admettre une production laitière d'environ 2 000 litres par lactation pour des bovins de race Armoricaine, production faible et irrégulière en raison des défauts de l'alimentation : stabulation prolongée d'hiver avec sous-alimentation — pâturage d'été insuffisant sur des prairies temporaires à base de Trèfle blanc et Ray grass, très sensibles à la sécheresse.

Ces prairies temporaires, incluses dans l'assolement, sont généralement ensemencées dans de mauvaises conditions, sous couvert d'avoine ou d'orge, sont conservées 4 à 8 ans, jusqu'à dégradation totale.

Comptons 200 à 250 jours de pâturage par an, 2 000 à 2 500 U. F/ha avec une unité de gros bétail bovin à l'hectare dans les conditions courantes.

Il est difficile de donner une règle générale des assolements suivis, et l'on pourrait observer par exemple :

Pomme de terre-Blé-Trèfle violet-Blé-céréale secondaire-Pomme de terre-prairie temporaire ; ou Plante sarclée-Blé-céréale secondaire-prairie temporaire ou succession de fourrages...

TABLEAU VI. — *Bassin de Châteaulin - Porzay - Presqu'île de Plougastel : types d'herbages.*

Noms scientifiques	Noms communs	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31
Graminées		%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%
Lolium sp. (perenne)	Ray-grass.	28,6	18,46	13,25	9,83	12,69	2,08	1,45	—	16,16	27,03	16,85	2,88	—	9,83	9,7	0,82	21,74	1,6	5,44	—	8,25	27,01	15,89	7,02
Dactylis glomerata L.	Dactyle.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	7,34	—	—	0,88
Festuca arundinacea Schreb	Fétuque élevée.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2,96	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Total « bonnes graminées »		28,6	18,46	13,25	9,83	12,69	2,08	1,45	—	16,16	27,03	16,85	2,88	2,96	9,83	9,7	0,82	21,74	1,6	5,44	—	15,59	27,01	15,89	7,90
Poa trivialis L.	Pâturin commun.	16,4	6,92	19,28	8,67	7,46	2,78	5,34	4,9	10,10	6,31	11,41	2,88	7,41	7,51	3,2	7,38	6,96	3,2	0,68	—	11,01	5,11	9,93	5,26
Holcus lanatus L.	Houque laineuse.	2,0	5,38	13,25	12,72	19,40	—	18,45	17,1	16,67	32,43	21,74	11,51	11,11	16,18	22,6	0,82	—	1,6	3,40	3,90	8,26	0,73	—	2,63
Poa pratensis L.	Pâturin des prés.	—	1,54	—	—	—	0,69	—	—	—	—	1,09	—	—	—	—	—	—	8,1	—	—	—	—	—	—
Alopecurus pratensis L.	Vulpin.	—	—	—	—	—	—	—	—	15,15	0,90	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Glyceria fluitans (L) R. Br.		—	—	—	—	—	—	4,85	—	—	1,80	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Agrostis gigantea Roth.		—	—	—	—	—	—	0,97	—	3,53	—	—	—	1,48	4,05	12,9	—	—	9,7	—	—	—	—	0,66	—
Agrostis stolonifera L.		—	1,54	—	—	13,43	—	—	—	—	0,90	1,63	—	—	1,73	1,6	15,57	3,48	—	4,08	1,73	2,75	8,76	5,96	4,39
Total « graminées médiocres »		18,4	15,38	32,53	21,39	40,29	3,47	29,61	22,0	45,45	42,34	35,87	14,39	20,00	29,47	40,3	23,77	10,44	22,6	8,16	5,63	22,02	14,60	16,55	12,28
Agrostis tenuis Sibth		13,3	6,15	3,61	13,87	3,73	24,33	1,94	4,9	—	0,90	2,17	0,72	—	14,45	1,6	3,28	12,17	8,1	14,29	18,60	10,09	0,73	9,27	14,91
Anthoxanthum odoratum L.	Flouve.	—	0,77	4,82	9,83	5,97	—	8,25	7,3	1,01	9,92	10,88	11,51	12,59	12,72	16,1	—	—	—	—	1,76	2,75	0,73	—	—
Cynosurus cristatus L.	Crételle.	3,1	1,54	3,61	1,16	6,72	2,78	2,91	—	—	0,90	9,78	1,44	2,96	0,58	—	1,64	0,87	1,6	0,68	0,87	2,75	0,73	—	—
Festuca sp. (ovina)	Fétuque ovine.	—	0,77	—	—	—	0,69	—	26,9	—	0,90	—	—	—	—	1,6	—	0,87	1,6	—	—	—	—	—	—
Bromus mollis L.		—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,80	1,09	0,72	—	3,47	—	1,64	—	—	—	—	—	—	—	3,51
Gaudinia fragilis (L) P. B.		—	—	—	1,16	2,98	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Poa annua L.	Pâturin annuel.	1,0	—	2,41	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Agrostis canina L.		—	—	—	1,73	—	—	2,91	17,1	—	2,70	0,54	3,60	—	0,58	—	—	0,87	4,8	0,68	—	—	6,57	1,99	0,88
Danthonia decumbens (L) Lmk-D. C.		—	—	—	—	—	1,39	—	2,4	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,68	—	—	—	—	—
Molinia caerulea (L) Moench	Molinie.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,87	—	—	—	—
Total « mauvaises graminées »		17,4	9,23	14,45	27,75	19,40	29,19	16,01	58,6	1,01	17,12	24,46	17,99	15,55	31,80	19,3	6,56	14,78	16,1	16,33	22,10	15,59	8,76	11,26	19,30
Légumineuses																									
Trifolium repens L.	Trèfle blanc.	30,6	21,54	13,25	6,94	11,19	6,25	12,13	4,9	15,15	—	3,26	7,91	4,44	5,20	6,5	22,95	36,51	17,8	27,90	14,72	25,69	13,14	27,81	21,95
Lotus corniculatus L.		—	0,77	—	—	0,75	6,94	—	7,3	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6,4	3,40	3,46	—	0,73	—	7,89
Lotus uliginosus Schk	Lotier.	—	—	—	0,58	—	—	4,36	—	—	—	—	6,47	5,93	1,16	—	—	—	—	—	0,87	—	—	—	—
Trifolium pratense L.	Trèfle violet.	—	0,77	1,20	—	—	—	1,46	—	—	—	—	—	2,22	—	—	—	—	—	0,68	—	—	—	—	—
Trifolium filiforme L.		—	—	—	—	—	—	0,97	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Medicago Arabica (L.) Hall	Luzerne tachetée.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,87	—	—	—	—	—	—	—
Medicago lupulina L.	Minette.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,64	—	—	—	—	—	—	—	—
Total « légumineuses »		30,6	23,08	14,45	7,52	11,94	13,19	18,92	12,2	15,15	—	3,26	14,38	12,59	6,36	6,5	24,59	37,38	24,2	31,98	19,05	25,69	13,87	27,81	29,84
Divers																									
Hypnum sp.	Mousses.	—	6,15	—	—	5,98	9,03	7,77	4,9	—	—	1,09	3,60	6,67	1,73	1,6	16,39	7,83	—	2,72	9,96	—	4,38	6,62	5,26
Ranunculus repens L.	Renoncule.	2,0	7,69	1,20	8,09	2,24	0,69	1,94	—	6,07	8,11	12,50	11,51	3,70	6,36	—	0,82	—	3,2	7,48	3,90	1,83	13,87	5,30	5,26
Plantago lanceolata L.	Plantain.	—	9,23	7,23	10,39	—	5,55	3,88	—	9,62	1,80	—	16,54	13,33	6,94	6,5	11,47	0,87	13,0	8,85	12,55	7,34	—	3,97	1,73
Taraxacum officinale Weber	Pissenlit.	—	3,85	6,02	4,05	2,98	—	—	—	1,51	0,90	—	1,44	—	1,16	4,8	—	1,74	—	—	1,73	3,67	0,73	4,63	—
Hypochaeris radicata L;	Porcelle.	—	1,54	3,61	2,89	0,75	2,08	—	—	0,50	—	—	—	—	—	—	2,46	—	8,1	2,04	6,06	6,43	—	2,65	—
Leontodon sp.		1,0	—	—	—	—	15,97	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4,92	—	1,6	—	5,63	—	—	—	1,73
Bellis perennis L.	Pâquerette.	—	4,61	3,61	3,47	—	—	0,48	—	2,02	0,90	—	—	—	—	3,2	1,64	—	—	2,04	0,87	—	—	2,65	—
Cerastium caespitosum Gilib.		1,0	—	—	—	—	—	—	—	0,50	—	—	—	0,74	0,58	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Brunella vulgaris L.		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2,16	—	—	—	1,64	—	1,6	6,80	2,60	—	8,57	1,32	2,63
Potentilla Anserina L.		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,36	—	—	—	—	—
Potentilla reptans L.		—	—	—	—	1,49	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	4,92	—	—	0,68	—	—	—	—	—
Potentilla Tormentilla (L) Necker		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2,16	—	0,58	—	—	—	1,6	—	1,73	—	—	—	0,88
Centaurea pratensis Thuill.		—	—	—	—	—	4,17	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,36	0,43	—	—	—	—
Cirsium arvense L.	Chardon.	1,0	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,74	—	—	—	0,92	—	—	—
Senecio Jacobaea L.		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,6	—	—	0,92	—	—	—
Achillea millefolium L.	Millefeuille.	—	—	—	—	—	7,64	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,87	—	2,72	4,33	—	—	—	13,19
Convolvulus arvensis L.	Liseron.	—	—	—	—	2,24	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,87	—	—	—	—	—	—	—
Rumex Acetosella L.	Petite oseille.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Lychnis Flos. Cuculi L.		—	—	—	0,58	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Carum verticillatum (L) Koch		—	—	—	1,73	—	—	1,46	—	—	—	—	—	2,22	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Cardamine pratensis L.		—	—	—	0,58	—	—	—	—	0,50	—	0,54	—	—	0,58	1,6	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Carex leporina L.		—	—	—	—	—	2,08	8,74	—	—	0,90	—	—	3,70	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Carex acutiformis Ehrb.		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2,16	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Luzula campestris L.		—	—	—	—	—	1,39	—	—	—	—	—	—	1,48	—	—	—	—	—	—	0,87	—	—	—	—
Hieracium Pilosella L.		—	—	—	—	—	2,78	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,87	—	—	—	—
Juncus lamprocarpus Rchb.	Joncs	—	—	—	1,73	—	0,69	2,43	2,3	1,01	—	—	0,72	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Juncus effusus L.		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	6,47	10,37	0,58	1,6	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Espèces variées		—	0,78	3,65	—	—	—	7,31	—	0,50	0,90	5,43	3,60	6,69	4,03	4,9	—	1,74	4,8	2,04	1,69	—	10,21	1,35	—
Total « divers »		5,0	33,85	25,32	33,51	15,68	52,07	34,01	7,2	22,23	13,51	19,56	50,36	48,90	22,54	24,2	44,26	15,66	35,5	38,09	53,22	21,11	35,76	28,49	30,68

L'exploitant n'hésite pas à déssoler pour réduire ou accroître les superficies de cultures jugées déficitaires ou rentables.

Cet opportunisme, provoque parfois des accidents, comme la transmission du piétin-échaudage aux Blés derrière Orge...

Quelques cultures se répandent : Colza oléagineux-Choux fourragers-Betteraves danoises...

Donnons à titre d'exemple la répartition des cultures et l'importance de l'élevage dans deux exploitations, nettement au-dessus de la moyenne mais où les productions animales n'ont rien d'exceptionnel.

L'on pourra noter que la densité du cheptel atteint et dépasse légèrement l'équivalent de une unité de gros bétail bovin à l'ha. de surface agricole utile.

L'exploitation n° 1 est située dans la région du Cloître-Pleyben, l'autre à Port-Launay.

	1 ha	2 ha
	—	—
Pommes de terre sélection	2,5	4
Betteraves	1,25	3
Rutabagas	0,5	
Choux		1
Petits pois	1,5	2,5
Blé	6	8
Orge	2,5	8
Avoine	3	
Colza	1,5	3
Trèfle violet	6	2
Prairies temporaires	4	
Ray Grass d'Italie (culture dérobée)		2,5
Prairies permanentes	6,5	4
Non cultivable	2	
Bois, forêts	2	
Surface totale	40	36,5
Vaches laitières et adultes	22 (2 800 l/an)	23 (2 500 l/an)
Élèves 1 à 2 ans	6	8
» moins d'un an	8	2
Chevaux	3	1
Truies	5	20
Porcs à l'engrais	5	127

Donnons aussi sur la région, à titre documentaire, quelques résultats d'analyses de terres.

Le Dactyle envahit souvent les ajonnières et prospère à des pH nettement acides : sans doute la fixation d'azote de l'Ajonc et l'exploitation en fauche, ou encore la protection du Dactyle contre le surpâturage dans les surfaces envahies, par la lande, favorisent l'installation de cette graminée.

L'échantillon H correspond à une ancienne prairie de vallée, drainée puis retournée et ensemencée en Blé (40 q. de rendement environ, malgré l'acidité), puis en prairie temporaire à base de Ray grass d'Italie.

La terre de luzernière (D) est pauvre en matière organique, sans doute par suite d'un travail intensif du sol et d'amendements calcaires abondants. Elle présentait une structure très compacte.

	A	B	C	D	E	F	G	H	I
pH	6,1	7,0	6,1	7,7	7,0	6,7	5,3	4,6	5,5
Rétention en eau %	67	70	55	49	92	62	64	102	111
Perte à la calcination %	10,3	7,6	10,6	6,1	11,1	6,9	10,9	13,5	14,4
N %	0,18	0,22	0,43	0,23	0,42	0,31	0,38	0,59	0,50
CO_3Ca		0,09		1,87	0,40	0,09			
Cations échangeables (meq/kg)									
Ca	98		99						
Mg	10,4		8,7						
K	3,2		9						
Na	2,2		3,5						
Totaux			141						

A. — Saint-Thois : terre de culture (après Blé). Sur dolérites et andésites (τ_1) (Sol 0-15 cm).
B. — Pleyben : terre de culture (après Blé). Sur schiste ardoisier de Châteaulin (1 h) sol de 0-15 cm).
C. — Pleyben : prairie temporaire (8 ans). Sur schiste ardoisier de Châteaulin (1 h) (terre de 0-6 cm).
D. — Ploëven : luzernière, sur phyllades de Saint-Lô (terre 0-6 cm).
E. — Plonévez-Porzay : terre de culture (Pomme de terre), sur phyllades de Saint-Lô (*xa*) terre 0-15 cm.
F. — Kergoat, en Quéménéven : terre de culture (après Blé) sur micaschistes ($x\gamma^1$) (sol de 0-15 cm).
G. — Kergoat, en Quéménéven : prairie temporaire, sur micaschistes ($x\gamma^1$) (sol de 0-15 cm).
H. — Tréguron, en Gouézec : prairie temporaire (après Blé de défriche). Sur schistes ardoisiers (1 h) 0-15 cm.
I. — Plonévez-Porzay : Ajonnière, sur phyllades de Saint-Lô : *Ulex Europaeus, Dactylis glomerata* (0-6 cm).

Les herbages.

Le tableau VI donne les résultats de quelques analyses botaniques d'herbages des régions étudiées.

Une première catégorie correspond aux prairies de fauche irriguées (relevés 16 à 22), toujours caractérisés par l'abondance de la Houque laineuse, du Plantain lancéolé, de la Flouve odorante...

Les parcelles correctement fertilisées et irriguées avec modération peuvent contenir du Ray grass Anglais (relevés 16-17-18), parfois du Vulpin (16), graminée peu commune. Dans le relevé 20, nous avons des traces de Fétuque élevée, graminée qui, par la suppression ultérieure de l'irrigation et des apports d'engrais azotés, a rapidement garni le gazon et contribue à l'élévation des rendements observés : 3 T/ha de foin en 1955, année de l'analyse botanique, 7 tonnes environ en 1957.

Dans une deuxième catégorie, nous pouvons placer les herbages 11, 14 et 15, humides, mal assainis, à niveau de Gley superficiel, avec mousses, *Agrostis canina* L. subsp. *fascicularis* (Curt.) Sinclair., Flouve, *Carum verticillatum*, *Holcus lanatus* et souvent *Danthonia decumbens*.

Certains herbages sont surtout pâturés :

Les relevés 8 et 10 correspondent à des parcelles de l'École d'Agriculture du Nivot, incluses depuis plus de 10 ans dans une rotation, système Warmbold : le Ray grass Anglais, le Pâturin commun, le Trèfle blanc dominent mais il reste encore Houque laineuse et Agrostis.

Les analyses botaniques 12-13 concernent des herbages pâturés, secs, le premier assez bien fertilisé, mais très séchant ; le second négligé

Tableau VI *(suite)*.

*Relevés botaniques n^os^*

Origines des relevés botaniques.
Bassin de Châteaulin, Porzay, Presqu'île de Plougastel.

8. — *Bassin de Châteaulin.* Le Nivot en Lopérec : vieille pâture, améliorée par la fumure et le pâturage « cloisonné », sur schistes dévoniens (d^2).
9. — *Bassin de Châteaulin.* Port Launay : vieille pâture, améliorée par la fumure mais surpâturée, sur schistes de Châteaulin, carbonifères (1 h).
10. — *Bassin de Châteaulin.* Le Nivot en Lopérec : pâture en rotation, sur schistes de Plougastel (d^1)
11. — *Porzay.* Kergoat : pré humide, peu fertilisé, première pousse toujours fauchée, sur micaschistes ($x\gamma^1$).
12. — *Presqu'île de Plougastel.* Logonna-Daoulas : vieille pâture en bordure de mer, très sèche, sur schistes de Rostellec (d^6).
13. — *Bassin de Châteaulin.* Saint-Coulitz : pâture dégradée, avec envahissement d'Ajoncs et Fougère Aigle, sur schistes d'Angers modifiés par les diabases $s^2\varepsilon$, terrain de transition avec la Montagne Noire.
14. — *Porzay* : pré de fauche, humide, horizon à Gley à 12 cm. Sol argileux, sur x^a (phyllades de Saint-Lô).
15. — *Bassin de Châteaulin.* Le Nivot, en Lopérec : pâture en rotation, terrain tourbeux, avec parties marécageuses (sources), sur schistes et quartzites de Plougastel. Faciès de transition avec la Montagne d'Arrée.
16. — *Id.* : pré irrigué, fauché en première pousse puis pâturé, sur alluvions modernes de schistes. Parcelle assez bien exploitée et fertilisée.
17. — *Bassin de Châteaulin.* Gouézec : pré irrigué, fauché, puis pâturé en arrière-saison. Sur schistes ardoisiers (1 h).
18. — *Bassin de Châteaulin.* Penquélen, en Brasparts : pré irrigué, fauché, puis pâturé, inondé en hiver, horizon à Gley à 10 cm et remontées de fer (Fe_2O_3) en surface.
19. — *Porzay.* Saint-Nic : pré irrigué, toujours exploité en régime de fauche, sur alluvions modernes argileuses des phyllades de Saint-Lô (X*a*).
20. — *Bassin de Châteaulin.* Le Nivot, en Lopérec : pré irrigué, fauché, puis pâturé en arrière-saison. Terrain tourbeux et Gley à 12 cm. Analyse botanique de mai 1955. Depuis, la suppression de l'irrigation et une meilleure fertilisation ont amélioré considérablement la flore. La Fétuque élevée domine en 1957 : 6,7 t de foin à l'hectare en première coupe, foin considéré de meilleure qualité que les années précédentes.
21. — *Id.* : même type d'exploitation, analyse d'août 1955. Niveau à Gley à 10 cm.
22. — *Bassin de Châteaulin.* Tréoffret, en Brasparts : pré irrigué, toujours fauché, peu fertilisé. Alluvions modernes de schistes ($d_1\gamma_1$). Niveau de Gley à 10 cm, feutrage et tourbe en surface.
23. — *Presqu'île de Plougastel.* Logonna-Daoulas : pâture dégradée par le surpâturage, sèche en été (proximité de la mer), inondée l'hiver. Niveau de Gley à 20 cm. Traces de : *Juncus glaucus, Verbena officinalis, Pulicaria dysenterica, Helminthia echioides*... Parcelle établie sur schistes frasniens (d^5).
24. — *Presqu'île de Plougastel.* Logonna-Daoulas : ancienne prairie temporaire, très sèche, sur schistes eifféliens (d^3).
25. — *Bassin de Châteaulin.* Penquélen, en Brasparts : prairie temporaire ancienne, sur Grauwacke du Faou (d^2).
26. — *Presqu'île de Plougastel.* Loperhet : prairie temporaire dégradée, sur Grauwacke du Faou (d^2). Sol sain et frais.
27. — *Bassin de Châteaulin.* Penquélen, en Brasparts : ancienne prairie temporaire ancienne et retournant à la lande, sur schistes d^2. Envahissement de Fougère Aigle, de Genêt à balai (*Sarothamnus Scoparius* (L) Wimmer).
28. — *Bassin de Châteaulin.* Dinéault : prairie temporaire, terre profonde, limoneuse, sur tufs diabasiques siluriens ($\alpha\varepsilon^{4-3}$). (Coulées du Ménez-Hom).
29. — *Bassin de Châteaulin.* Lannédern : ancienne prairie temporaire, sur tufs diabasiques (roches vertes).
30. — *Bassin de Châteaulin* : sur $x\gamma^3$: poudingues ef porphyroïdes. Sol plus caillouteux, moins profond et sec.
31. — *Bassin de Châteaulin.* Saint-Thois : prairie temporaire ancienne, très sèche, sur dolérites et andésites (r_1^1). Terre très séchante, peu profonde, caillouteuse, couleur rouge violacé (fer titané).

et évoluant vers la lande, avec une dominante d'*Agrostis tenuis, Leontodon*, mousses, *Achillea millefolium*,

Enfin, l'on peut trouver des prairies temporaires plus ou moins dégradées (relevés 23 à 31). Cette dégradation provient, le plus souvent d'un surpâturage et d'une exploitation en pâturage libre, avec des facteurs aggravants, sécheresse estivale ou alternatives d'inondation et de sécheresse (relevé 23).

En moins de 3 ans cette dégradation est manifeste sur ces prairies temporaires comportant uniquement, au semis, Ray grass anglais (types commerciaux peu persistants), Ray grass d'Italie et Trèfle blanc.

Après 7 à 8 ans de mauvaise exploitation, les plantes de la lande, genêts, parfois fougères, ne manquent pas d'apparaître.

Dans le tableau VI *bis*, nous avons consigné les résultats des analyses de terre correspondant aux relevés. Rappelons qu'il s'agit de la couche superficielle du sol, de 0 à 6 cm.

TABLEAU VI *bis*

Bassin de Châteaulin : analyses de terre

	8	9	10	11	12	13	14	15
pH eau	5,7	6,1	6,3	5,3	6,2	5,2	4,9	5,9
pH KCl	5,5	5,0	6,1	4,5	5,8	4,5	4,2	5,0
Rétention en eau % M. S.	73,6	75,5	79	91	82	94	132	80
Matière organique % (perte au feu)	14,8	14,3	14,2	15,2	9,8	17,3	26,8	24,7
C %	3,7	5,6	—	—	—	8,2	—	5,2
N %	0,41	0,50	0,47	0,49	0,45	0,51	1,05	0,51
CO_3Ca %					0,04			
Cations échangeables meq/kg								
Cations totaux (pouvoir d'échange)					186		165	
Calcium					160		64,4	
Magnésium					15		24,1	
Potassium					10,5		5,4	
Sodium					6,1		6,1	

	16	17	18	19	20	21	22	23
pH eau	5,7	5,6	5,7	5,4	5,7	5,1	5,1	6,3
pH KCl	4,7	4,7	5,0	4,6	5,1	4,7	4,7	5,8
Rétention en eau % M. S.	87	114	64	101	157	90,2	117	109
Matière organique % (perte au feu)	13,6	12,2	13,9	15	16,6	19,5	16,3	11,2
C %	5,0	5,2	—	7,0	—	7,0	7,5	—
N %	0,50	0,49	0,53	0,90	0,55	0,59	0,68	0,41
CO_3Ca %								tr.
Cations échangeables meq/kg								
Cations totaux (pouvoir d'échange)	154		133		154			200
Calcium	61		70	65	78			200
Magnésium	24		12,5	21	7,6			50
Potassium	6		4,8	4,1	4,0			2,2
Sodium	5		5,8	7,0	4,0			—

	24	25	26	27	28	29	30	31
pH eau	7,4	5,2	5,5	5,2	5,7	5,8	6,1	5,4
pH KCl	6,9	4,5	5,1	5,0	5,3	4,8	5,4	5,1
Rétention en eau % M. S.	68,3	55	77	90	106	65,6	68	100
Matière organique % (perte au feu)	7,4	8,5	9,3	16,3	16,5	9,5	10,0	12,0
C %	—	2,9	—	5,4	5,2	4,2	3,7	—
N %	0,41	0,34	0,34	0,54	0,53	0,33	0,37	0,43
CO_3Ca %	0,66							
Cations échangeables meq/kg								
Cations totaux (pouvoir d'échange)	160		142			136		150
Calcium	255		90		66	90		58
Magnésium	42,5		0,5			12,5		7,4
Potassium	8,2		2,4		2,4	3,2		8,0
Sodium	5							3,6

Il semble bien que les pH des parcelles qui présentent la plus forte proportion de bonnes graminées soient nettement acides, de 5,6

à 6,3 (sauf pour le relevé n° 24). Il est certain que cette acidité faible ne constitue pas un obstacle à l'établissement des meilleures espèces fourragères.

III. — PÉNÉPLAINE BRETONNE SUD

Caractères particuliers

La Pénéplaine Bretonne Sud couvre essentiellement les terrains de la bande granulitique de Cornouailles, ainsi qu'une zone schisteuse au Sud de la Montagne Noire (Briec-Langolen-Scaër), des sables et graviers pliocènes (1*p*) au nord de Scaër.

Sur la côte Sud-Ouest, nous trouvons aussi une bande de dunes littorales (Plovan-Tréguennec-Penmarc'h), et, plus à l'intérieur, un important massif d'amphibolites, pyroxénites et serpentines, autour de Peumérit, Tréogat et Pouldreuzic.

Nous avons déjà défini un découpage de cette région en 3 secteurs principaux :

1° Le Cap, au climat relativement sec, zone de terrains rocailleux et peu fertiles, comportant de nombreuses landes.

2° La Cornouaille « Ouest » dont la plus grande partie correspond au « Pays Bigouden », région de petites exploitations de culture légumière.

3° La Cornouaille « Est », au climat plus humide, notamment au voisinage de la Montagne Noire (Coray-1 253 mm.). C'est une région d'assez grandes exploitations, au sol moins morcelé

Dans cette zone se rencontrent les tendances climatiques les plus variées puisque la pluviométrie varie de 557 mm. à la Pointe du Raz, localité la plus sèche du département jusqu'à 1 253 mm à Coray, village situé à 231 m d'altitude. Si la pluviosité est faible sur les côtes de la Baie d'Audierne, elle s'élève sur la côte Sud, où les moyennes des températures estivales dépassent souvent 18°C. Les sols granitiques retiennent peu l'eau et le caractère d'aridité du climat reste marqué.

Les hivers, pratiquement sans gelées sur le littoral de la Baie d'Audierne s'accentuent vers la Montagne Noire.

La région est dans l'ensemble caractérisée par une insolation plus élevée, et un nombre annuel moyen de jours de pluie plus faible que dans les régions voisines. L'on rencontre plus fréquemment des espèces végétales indicatrices de la sécheresse estivale, des espèces annuelles à végétation hivernale : *Trifolium subterraneum, Medicago Arabica* (luzerne tachetée)... des espèces pérennes à repos estival (*Asphodelus Arrondeaui, Asphodelus albus, Narcissus sp...*), des xérophytes ou thermophiles : *Cynodon dactylon.*

Le littoral Sud marque la limite Nord de remontée de plusieurs espèces subméditerranéennes, *Ephedra distachya*, *Centaurea aspera*, *Phalaris minor*, *Trifolium angustifolium*, *Crypsis aculeata*, *Eufragia latifolia*, *Triglochin Barrelieri*, *Urtica membranacea*...

Caractères agricoles

La petite exploitation domine dans la région du Cap, entre Douarnenez et la Pointe du Raz, très morcelée, dans les conditions difficiles, en climat sec avec vents violents.

Dans la Cornouaille « Ouest », nous trouvons aussi une région de polyculture, composée de petites exploitations, de 8 à 15 hectares.

L'orientation vers la culture légumière est nette autour de Quimper-Pont l'Abbé-Pouldreuzic-Le Guilvinec... centres de conserverie.

Les assolements comprennent, comme dans le Porzay, Haricots, Pois, Pommes de terre, Betterave, Blé, Avoine et Orge, souvent en mélange et des surfaces de prairies temporaires, rapidement dégradées et envahies par le Trèfle blanc et le Trèfle souterrain.

Quelques prairies permanentes sont fauchées, parfois pâturées assez intensivement au regain.

Les côtes sablonneuses de la Baie d'Audierne comportent surtout des friches, avec nombreux étangs.

Dans la plus grande partie de la Pénéplaine sud, notamment à l'Est de l'Odet, les exploitations, de 15 à 40 hectares en moyenne, s'orientent vers la culture des céréales, les Haricots et Petits pois, alors que l'élevage est relativement réduit.

La pomme à cidre avait encore récemment une grande réputation ; aujourd'hui son importance régresse.

Les vaches laitières appartiennent aux races « Bretonne Pie Noire » en majorité, Armoricaine, et Frisonne Française Pie Noire. Les porcs sont nombreux et l'élevage avicole se développe.

Les successions de cultures, comportent généralement 3 ou 4 ans de prairie temporaire (à base de Trèfle blanc) incluse dans l'assolement, par exemple :

plante sarclée (Pomme de terre-Betterave), Blé, céréale secondaire, Trèfle violet ou Luzerne ou prairie temporaire de 3-4 ans, semée sous couvert de la céréale, plante sarclée (Petits pois-Haricots), Colza ou Chou, plante sarclée...

...ou : Pomme de terre précoce, Ray grass d'Italie associé avec Trèfle incarnat, Haricots ou Betteraves, Pois, Ray grass d'Italie...

... ou encore : plante sarclée, Ray grass d'Italie, Choux, Blé, Orge, prairie temporaire...

Ces prairies temporaires se composent surtout de trèfle blanc, peu

productif qui, en raison de la sécheresse d'été et du mode d'exploitation peu rationnel, n'assure guère plus de 4 mois de pâturage. Cette situation contraint l'exploitant à accroître les réserves pour la stabulation : foin et Betteraves. L'excès de Trèfle blanc conduit donc indirectement à un travail excessif de récolte de fourrages pour l'hiver.

La Luzerne, souvent cultivée sur le littoral, parait bien s'adapter plus à l'intérieur des terres, sur sols granulitiques, amendés et fertilisés. Nous avons pu voir une belle réussite au sud est de Briec.

Le Maïs fourrage, le Maïs grain sont plus rarement cultivés.

Donnons la répartition des cultures dans trois exploitations :

	1	2	3
Betteraves	1,5	2,5	0,11
Pommes de terre	2,0	5	1,17
Choux	1,5		0,67
Colza	1,0		
Petits pois	0,5	2,5	
Haricots		1	0,07
Blé	5	5,5	1,85
Orge		7	0,76
Avoine	3,5		1,13
Luzerne	1		
Trèfle violet, Ray grass d'Italie	2,5	6,5	0,20
Ray. Grass d'Italie (culture dérobée).		2,5	0,71
Ajonc			1,50
Prairies temporaires	3,5	7,2	
Prairies permanentes	2,5	6,2	3,11
Landes		2,5	0,73
Superficie totale (ha)	28	50	13,76
Bovins adultes	28	18	8
Bovins 1-2 ans	2	13	3
Bovins moins d'un an		16	3
Chevaux	2	9	2
Porcs à l'engrais	5	22	24

La première exploitation, située en Ergué-Armel, près de Quimper, est assez typique, la seconde, en Scaër, s'oriente vers l'élevage (bovins-porcs), avec cultures d'Orge, de Betteraves, prairies temporaires... la troisième, en Peumérit, est une petite exploitation, de polyculture, en « pays Bigouden ».

Dans la partie Est de la Pénéplaine Sud, la culture des Haricots et des Petits pois se pratique surtout dans les secteurs de Scaër, Langolen, Bannalec, Coray, Quimperlé.

Nous avons pu analyser diverses terres de cultures de cette région.

Pour vérifier l'influence possible de la roche mère, sur l'enrichissement du sol en cations échangeables, nous avons prélevé deux échantillons de roches, amphibolite et serpentine, de la région de Peumérit.

Après broyage et agitation avec une solution neutre normale d'acétate d'ammonium pendant plusieurs jours, nous avons pu en extraire les

doses suivantes de calcium, magnésium, et potassium, exprimées en milliéquivalents par kilogramme de roche.

	Ca	Mg	K
δ^1 Amphibolite.....	215	traces	4,5
σ Serpentine.....	130	270	2,4

Les fortes teneurs en magnésium observées dans les analyses H, et 33, 38 et 39 *bis*, consignées dans le tableau VII *bis*, proviennent donc, très vraisemblablement, de la roche-mère (1 meq/kg = 20 mgr/kg de MgO).

Ces minéraux semblent par ailleurs céder aisément des quantités non négligeables de potassium.

Types d'herbages.

Diverses analyses botaniques d'herbages de la Pénéplaine Sud figurent dans le tableau VII.

Les relevés 32 et 33 représentent des herbages naturels pâturés et dégradés. Notons, dans le premier, la présence du Dactyle, associé d'ailleurs avec *Ulex Europaeus*, protection contre le surpâturage.

La flore évolue surtout vers *Agrostis tenuis*, et dans les cas extrêmes de la dégradation (sécheresse-surpâturage), vers une dominance de *Festuca ovina, Danthonia decumbens, Hieracium Pilosella*...

Le relevé 34 montre un stade extrême de dégradation d'une prairie temporaire à Ray-grass d'Italie, Ray-Grass Anglais et Trèfle blanc en sol filtrant et sous climat sec.

L'Agrostis tenuis domine rapidement, accompagné de Trèfle souterrain, de *Plantago Coronopus*, et de *Agrostis canina* L. ssp. *arida* Schlecht.

Les rotations d'herbages, système WARMBOLD, n'améliorent pas toujours la composition botanique, quand la sécheresse estivale compromet l'extension du Ray-grass anglais : les analyses 35-36-37 en sont des exemples.

L'*Agrostis* domine toujours, et dans la parcelle 36, surpâturée, et en climat très sec, nous notons l'envahissement par *Anthemis nobilis*, par la Crételle.

Le Cynodon Dactylon dénote ici une aridité estivale toute spéciale.

D'autres herbages sont surtout fauchés, souvent irrigués (relevés 38 à 47) : *Holcus lanatus, Poa trivialis, Plantago lanceolata*, renoncules... dominent.

Autour de Peumérit, sur le massif de serpentines, la végétation naturelle comporte des associations anormales d'espèces calcifuges et calcicoles : *Ulex, Erica* sp., *Molinia Caerulea*... considérées comme calcifuges, et *Thesium humifusum, Filipendula hexapetala, Festuca glauca*... généralement calcicoles.

Tableau VII

Pénéplaine Sud, types d'herbages.

Noms scientifiques	Noms communs	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47
		%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%
Graminées																	
Lolium sp.	Ray-grass.	3,33	—	1,03	15,71	5,55	22,73	8,00	5,18	7,78	10,60	15,33	7,39	19,08	11,31	1,82	5,06
Dactylis glomerata L	Dactyle.	12,00	—	12,37	—	—	4,54	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,26
Festuca arundinacea Schreb.	Fétuque élevée.	—	tr.	—	—	—	—	8,00	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Total « bonnes graminées »		15,33		13,40	15,71	5,55	27,27	16,00	5,18	7,78	10,60	15,33	7,39	19,08	11,31	1,82	6,32
Poa trivialis L.	Pâturin commun.	2,67		4,12	2,86	2,78	6,06	12,00	13,33	5,39	5,30	15,33	10,23	14,50	3,57	10,30	2,53
Holcus lanatus L.	Houque laineuse.	—	1,93	4,12	—	1,85	—	24,80	19,26	10,18	11,26	14,60	9,09	9,92	13,10	8,48	8,86
Agrostis stolonifera L.		—	—	—		2,78	—	3,20	—	4,79	0,66	1,46	0,57	2,29	—	1,82	—
Agrostis gigantea Roth		—	—	—	—	—	—	—	—	—	1,32	—	—	0,76	1,19	0,61	
Poa pratensis L.	Pâturin des prés.	—	0,64	—	7,14	—	—	—	—	1,80	—	—	—	—	—	—	
Glyceria fluitans (L) R. Br.	Glycérie flottante.	—	—	—	—	—	—	—	0,74	—	—	2,92	1,14	—	—	2,42	
Total « graminées médiocres »		2,67	2,57	8,24	10,00	7,41	6,06	40,00	33,33	22,16	18,54	34,31	21,03	27,47	17,86	23,63	11,39
Agrostis tenuis Sibth		24,00	2,58	20,65	24,28	25,00	28,79	—	—	3,59	18,54	0,73	1,70	9,18	13,10	13,32	24,06
Anthoxanthum odoratum L.	Flouve odorante.	2,67	1,29	—	1,43	0,92	—	7,20	5,93	4,79	3,97	2,19	7,39	0,76	11,91	12,12	2,53
Cynosurus cristatus L.	Crételle.	2,66	3,22	4,12	10,00	15,74	—	1,60	—	4,79	5,96	0,73	0,57	6,87	1,19	—	8,87
Festuca sp. (ovina)	Fétuque ovine.	2,67	10,32	1,03	—	—	—	—	—	—	1,32	0,73	—	—	—	1,82	—
Cynodon Dactylon (L) Pers.		—	—	—	—	1,85	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Agrostis canina L.		—	5,81	7,22	—	—	—	—	—	1,80	1,99	0,73	—	—	—	1,22	—
Danthonia decumbens (L) Lmk-D. C.		—	23,87	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Aira caryophyllea L.		—	3,22	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Poa annua L.	Pâturin annuel.	—	—	1,03	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Gaudinia fragilis (L) P. B.		—	0,64	—	—	—	—	0,80	—	—	2,65	—	—	—	—	—	—
Bromus mollis L.	Brôme mou.	—	—	2,06	—	—	—	—	0,74	—	—	2,92	0,57	0,76	—	1,22	1,26
Total « mauvaises graminées »		32,00	50,95	36,11	35,71	43,51	28,79	9,60	6,67	14,97	34,43	8,03	10,23	17,57	26,20	29,70	36,72

Tableau VII *(suite)*

Noms scientifiques	Noms communs	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47
		%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%
Légumineuses																	
Trifolium repens L.	Trèfle blanc.	5,33	2,58	18,56	28,57	9,26	16,67	2,40	8,15	15,57	19,20	10,22	9,09	20,62	8,93	1,82	24,06
Lotus uliginosus Schk	Lotier velu.	—	—	—	—	0,92	—	1,60	5,18	—	0,66	2,19	4,54	—	0,59	0,61	1,26
Trifolium pratense L.	Trèfle violet.	2,67	4,52	—	—	—	—	—	0,74	—	0,66	—	—	0,76	—	—	—
Trifolium subterraneum L.	Trèfle souterrain.	—	—	6,18	tr.	3,70	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Total « légumineuses »		8,00	7,10	24,74	28,57	13,88	16,67	4,00	14,07	15,57	20,52	12,41	13,63	21,38	9,52	2,43	25,32
Divers																	
Hypnum sp.	Mousses.	15,33	14,84	3,09	1,43	—	3,03	6,40	3,70	1,20	11,95	4,38	14,20	—	8,33	1,22	7,61
Plantago lanceolata L.	Plantain lancéolé.	12,67	0,40	3,09	1,43	0,92	10,61	13,60	17,78	9,58	—	9,49	9,09	4,58	16,08	14,52	1,26
Ranunculus repens L.	Renoncule rampante.	1,33	—	—	—	2,78	1,51	4,00	7,41	10,78	—	8,03	9,66	3,82	1,79	—	1,26
Taraxacum officinale Weber	Pissenlit.	—	—	—	—	0,92	1,51	—	—	—	0,66	0,73	0,57	2,29	7,14	—	—
Achillea millefolium L.	Millefeuille.	1,33	1,29	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Hypochaeris radicata L.	Porcelle.	6,00	0,64	3,09	—	4,63	—	—	—	2,39	0,66	—	1,14	0,76	0,59	—	—
Bellis perennis L.	Pâquerette.	—	—	—	1,43	—	—	—	—	1,20	—	2,19	—	—	—	—	3,80
Leontodon sp.		2,00	3,87	3,09	1,43	7,41	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Cerastium caespitosum Gilib		—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,59	—	—
Luzula campestris L.		0,67	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Potentilla Tormentilla (L) Necker		—	1,29	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	0,61	—
Plantago Coronopus L.		—	0,64	4,12	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Anthemis nobilis L.	Camomille.	—	—	—	2,86	12,07	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Brunella vulgaris L.	Brunelle.	2,00	0,64	—	—	—	—	—	—	—	—	0,73	—	—	—	—	—
Juncus lamprocarpus Rchb	Jonc.	—	—	—	—	0,92	—	2,40	5,18	9,58	0,66	0,73	4,54	—	—	13,32	3,80
Cirsium Anglicum Lobel		—	—	—	—	—	—	2,40	—	—	—	—	—	—	0,59	—	—
Cardamine pratensis L.		—	—	—	—	—	—	—	0,74	—	—	0,73	—	—	—	1,22	—
Ranunculus Flammula L.		—	—	—	—	—	—	—	1,48	4,19	—	1,46	6,25	—	—	—	—
Lychnis Flos. Cuculi L.		—	—	—	—	—	—	—	3,70	—	—	—	0,57	—		0,61	—
Carex leporina L.		—	—	1,03	—	—	—	1,60	—	—	1,32	0,73	1,70	—		3,63	1,26
Hieracium Pilosella L.	Piloselle.	—	9,03	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Primula acaulis (L) Grufberg	Primevère.	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2,42	—
Thesium humifusum DC.		—	0,64	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Espèces variées		0,67	6,10	—	1,43	—	4,55	—	0,76	0,60	0,66	0,72	—	3,05	—	4,87	1,26
Total « divers »		42,00	39,38	17,51	10,01	29,65	21,21	30,40	40,75	39,52	15,91	29,92	47,72	14,50	35,11	42,42	20,25

Tableau VII *(suite)*

Relevés botaniques. Pénéplaine Sud.

32. — Elliant : pâture dégradée, évoluant vers la lande, sur granulite feuilletée ($\gamma^1\varkappa$) envahissement des Fougères, Ajoncs, Genêts.

33. — Lespurit-Quélenn, en Peumérit : pâture dégradée, sur amphibolite (δ^1) extrêmement séchante, peu fertilisée et surpâturée.

24. — *Idem* : prairie temporaire de 5 ans, sur granulite (γ^2), très séchante.

35. — Bréhoulou, en Fouesnant : pâture exploitée en rotation et bien fertilisée, mais très sèche en été (proximité de la mer), sur granulite, avec arène peu épaisse (25 cm).

36. — Léanou, en Fouesnant : pâture en rotation, dans les mêmes conditions (13 parcelles de rotation)

37. Ergué Armel : pâture en rotation, moins séchante. Sur granulite (γ^1).

38. Peumérit : pré humide, fauché en première pousse, puis pâturé, alluvions récentes de Serpentine (σ)

39. Lespurit Quélenn, en Peumérit : pré irrigué, fauché, puis pâturé au piquet, sur alluvions récentes de Serpentine (σ).

39 *bis*. — Peumérit : type de lande sur serpentine (σ), sol très superficiel et très sec en été : *Danthonia decumbens* (L.) D. C.$^{+++}$, *Molinia caerulea* Moench^{++}, *Ulex nanus* Forst^{+}, *Filipendula hexapetala* Gilib (tr), *Festuca arundinacea* Schreb, *Festuca glauca* Lmk..., *Erica ciliaris* L.$^{++}$.

40. — La Forest-Fouesnant : pré irrigué, fauché, puis pâturé en arrière-saison, alluvions des micaschistes granulitiques ($\gamma^1\varkappa$).

41. — Briec : pré de vallée, sur alluvions de micaschistes, même type d'exploitation.

42. — Kerfeunteun : pré irrigué, uniquement fauché, sur houiller de Quimper (h^3), sol noir, de texture sableuse, avec particules de houille, micas...

43. — Quimper : pré irrigué, fauché, puis pâturé, sur Kersantonite (χ).

44. — Kerfeunteun : même type d'herbage, mais bien fertilisé. Gley à 30 cm : argile blanche avec graviers. Géologie : schistes micacés ($\varkappa\gamma^1$).

45. — Coray : pré de la vallé de l'Odet, même type d'exploitation, alluvions des phyllades de Saint-Lô ($\varkappa a$).

46. — Langolen : pré de la vallée de l'Odet, même type d'exploitation, mais pas d'engrais azotés, alluvions de granulite (γ^1).

46 *bis*. — Roudouallec : pré très humide, sur 1p (sables et galets pliocènes). *Holcus lanatus* L.$^{+++}$*Lolium perenne* L. + *Agrostis canina* L. + *Trifolium pratense* L.$^{++}$ *Plantago lanceolata* L. + *Juncus effusus* L.$^{+}$, *Trifolium repens* L...

47. — Bréhoulou, en Fouesnant : pré de fond de vallée, inondé tous les hivers. Niveau à Gley à 10 cm. Alluvions de micaschistes granulitiques.

	A	B	C	D	E	F	G	H	I
pH eau	6,2	6,4	6,7	6,0	5,4	6,0	6,0	5,7	6,4
Rétention en eau %	73	72	61	94	55	82	37	42	57
Perte à la calcination %	18	7,4	7,1	21,4	8,0	12,9	3,5	5	9,3
C %	5,8	—	3,5	9,3	4,2	5,2	1,7	2,0	4,0
N %	0,64	0,24	0,32	0,75	0,38	0,52	0,19	0,24	0,40
Cations échangeables (meq/kg)	228	128	144					150	
Ca	159	114	132					83	
Mg	18,5	10	5					46,4	
K	3	7	5,4					4,0	
Na	4,6	3,5	3,0					3,8	

Niveaux :

0-15 cm A : Quimper, Luzernière, sur kersantonite (x).
0-15 cm B : Béhoulou, en Fouesnant, terre de culture (Orge), sur granulite (γ^1).
0-15 cm C : Briec, terre de culture (Blé), sur micaschistes ($\varkappa\gamma^1$).
0- 6 cm D : Quimper, Prairie temporaire (Ray Grass d'Italie), sur kersantonite (χ).
0-15 cm E : Scaër, terre de culture (Blé) sur micaschistes ($x\gamma^1$).
0- 6 cm F : Peumérit, Ray Grass d'Italie (2 ans), sur serpentine (σ).
0-15 cm G : Peumérit, terre de culture (Orge), sur amphibolite (δ^1).
0-15 cm H : Peumérit, terre de culture (Betteraves) sur serpentine (σ).
0-15 cm I : Briec, Luzernière, sur granulite (γ^1).

TABLEAU VII *bis*

Pénéplaine Sud. Analyses de terres (0-6 *cm*).

	32	33	34	35	36	37	38	39	39 bis
pH eau	5,6	5,7	5,8	6,5	5,9	6,5	6,0	5,7	6,0
pH KCl	5,2	5,0	5,0	5,5	4,7	5,1	5,3	4,9	5,4
Rétention en eau % M. S.	90	75,8	69,9	43,6	71,9	94,3	134	103	115
Matières organiques (perte au feu)	17,5	9,9	16,5	12,0	9,3	10,6	21,9	15,3	22,5
C %			8,1	5,4	4,2		10,5	6,7	11,4
N %	0,69	0,39	0,68	0,43	0,32	0,39	0,85	0,68	0,85
CO_3Ca %				0,66		0,04			
Cations échangeables meq/kg									
Cations totaux		300		166	119	145	300	229	300
Calcium		91,5		125	59	109	95,5	118	26,9
Magnésium		57,5		20	11,2	6,2	139,1	49,0	207,3
Potassium		6,7		17	6,2	14	2,7	3,0	3,9
Sodium		4,7		5	5,3	4,1	7,0	—	5,2
K_2O Barbier Morgan								100	120

	40	41	42	43	44	45	46	46 bis	47
pH eau	5,0	5,6	5,7	5,4	6,3	5,8	6,1	5,0	5,6
pH KCl	4,3	4,8	4,6	4,6	5,4	4,7	4,8	4,1	4,5
Rétention en eau % M. S.	142	197	56,1	103	37,3	108,1	123,6	113	78
Matières organiques (perte au feu)	28,0	18,9	20,0	18,0	12,2	12	14,5	22,8	14,8
C %	6,0	8,3		6,6	4,6	9,2	7,2	9	6,4
N %	0,48	0,64	0,69	0,72	0,37	0,52	0,64	0,77	0,57
CO_3Ca %									
Cations échangeables meq/kg									
Cations totaux	146	169	146	167	150				168
Calcium	63	81,5	50	50,6	59,5				63
Magnésium	17,5	15		30,3	10				21
Potassium	4,2	4,1	5	6,0	3,5				4,8
Sodium	7	5,9		6,0					7

Le relevé 39 *bis* donne un exemple d'une semblable association, dans une lande peu acide (pH 6), au sol saturé en magnésium, pauvre en calcium.

Le rapport C/N, généralement utilisé pour évaluer l'état d'évolution de la matière organique, est ici de 13,4, contre 9 à 11 en sols de culture et 16 à 25 sur humus brut de type « Mor ».

La matière organique paraît donc ici assez évoluée, mais le déséquilibre Ca/Mg, est cause des caractères spéciaux en relation avec les de la végétation et de la réputation de faible fertilité de ces sols.

La Fétuque élevée paraît particulièrement abondante sur ce massif de serpentines et d'amphibolites, jusque dans les landes et les plantations de Pins.

IV. — MONTAGNE D'ARRÉE

Caractères particuliers.

L'axe principal de la Montagne d'Arrée, de Saint-Eloy à Berrien, s'élève à une altitude moyenne dépassant 300 m.

Il correspond essentiellement à la partie des quartzites de Plougastel métamorphisée au contact du granit de Huelgoat (*d* 1 γ 1 des cartes géologiques).

Cette zone, pratiquement déserte et inculte, dénudée et balayée par les vents est couverte de landes, parfois exploitées pour la litière. Photo 4.

Photo 4. — Landes de la montagne d'Arrée, dans la région dn Mont Saint-Michel de Brasparts.

Plus au Sud, une autre série de hauteurs s'étend de Loqueffret-Brennilis à Huelgoat, sur les cornéennes à Andalousite ($2d\gamma 1$) résultant

Photo 5. — Coupe de Podzol typique — Végétation de lande à *Erica ciliaris*, *Molinia caerulea*, *Calluna vulgaris et Agrostis setacea* — Montagne d'Arrée : CornCam, en Botmeur.

du métamorphisme de la grauwacke du Faou (2 *d*) au contact du granit de Huelgoat.

Entre ces deux axes, sur ce granit de Huelgoat, nous observons un plateau central, couvert de tourbières (Yeûn Elez, marais de Saint-Herbot...), de landes, de forêts, d'exploitations agricoles rassemblées en îlots d'aspect bocager.

A l'Est de Berrien, la Montagne d'Arrée se prolonge dans les landes du Méné, jusque dans la région de Quintin (Côtes du Nord).

D'après ses caractères agricoles, nous avons inclus cette dernière région dans la Montagne d'Arrée, ainsi qu'une partie de la région baptisée « Bretagne Centrale » : Loguivy-Plougras, Plonévez-Moédec, Belle-Isle-en-terre.

Le Méné compte de nombreuses landes autour de Scrignac, Guerlesquin, Lohuec...

L'on qualifie parfois le climat de rude : la neige éventuelle persiste plus longtemps qu'ailleurs, les gelées jusqu'à — 6 ou — 7 °C sont fréquentes.

Notons surtout l'importance des précipitations, les plus élevées du département, 1 000 à 1 500 mm, avec orages d'étés assez fréquents et hivers diluviens : pour l'ensemble des 2 mois, janvier et février 1957, l'on a pu noter plus de 600 mm d'eau, ainsi d'ailleurs qu'à Coray, dans la Montagne Noire. Cette abondance des pluies, surtout aux périodes de repos relatif de la végétation, entraîne une podzolisation active, favorise la lande et la tourbière.

Les couches d'accumulation B des podzols s'enfoncent souvent à 70 ou 80 cm, indice d'une podzolisation avancée, bien marquée dans les landes du Mont-Saint-Michel de Brasparts, lieu classique de la pédologie.

Nous avons pu observer de tels podzols :

Corm Cam, en Botmeur. Photo 5.
Couche AI : humus brut, 10 cm.
Couche cendreuse A2, 60 cm.
Couche B : B1 + B2, 7 + 9 = 16 cm.
Roche Mère : Quarzites de Plougastel métamorphisés par le granit.

	A2	B1 et B2
pH eau	4,2	4,3
Rétention en eau % M. S.	57,6	65,9
Matière organique % M. S.	12,8	12,1
N %	0,41	0,24
Cations échangeables meq/kg	120	183
Ca meq/kg	14,5	26,5
Mg meq/kg	8,5	4,4
K meq/kg	1,5	0,5
Na meq/kg	0,8	tr.
Extraction Barbier-Morgan		
P_2O_5 mg/kg	5	5
K_2O mg/kg	41	29

Le lessivage de la couche A2 se remarque surtout au pouvoir d'échange : 183 meq/kg contre 120 dans les couches B.

La végétation naturelle comprend : *Molinia caerulea*$^{+++}$, *Erica ciliaris*$^{++}$, *Ulex Gallii*$^{+}$, *Ulex nanus*, *Scirpus multicaulis*, *Agrostis setacea*$^{+}$, *Calluna vulgaris*$^{-}$, *Potentilla Tormentilla*., voisine de la végétation correspondant à l'analyse 48 du tableau XI bis.

Les landes du Méné au contraire, argileuses, correspondent le plus souvent à des Gleys ou Gleys podzoliques où les mouillères se couvrent de *Drosera rotundifolia*, avec *Gentiana Pneumonanthe* (relevé n° 50, tableau VII). Lorsque le niveau de Gley est superficiel, les lichens abondent, ainsi que *Erica Tetralix*.

Ces caractères de landes du Méné rappellent ceux des landes du Morbihan, dans la région d'Erdéven, Landévant, Auray...

Caractères agricoles.

L'agriculture se ressent ici des difficultés, tardivement résolues, de la pénétration des voies de communication.

Nous observons encore très souvent une culture peu intensive : fumures réduites, landes nombreuses, céréales peu améliorées (Blé « Barbu de mars », « Goldendrop »), envahies parfois par l'Ivraie (*Lolium temulentum*) dont les derniers îlots subsistent encore.

Quelques prairies irriguées évoluent vers la tourbière, avec sol spongieux et sources ferrugineuses bouillonnantes, marquées par des touffes de grands Carex (*Carex paniculata*).

D'autres herbages, soumis à des inondations régulières, ceux de la vallée de l'Elez par exemple, sont envahis de Molinie, *Nardus stricta*, *Carex ampullacea*, *Comarum palustre*...

Malgré les difficultés posées par les terres ingrates et le relief, il semble que l'intensification progresse : le Seigle, le Sarrazin régressent, remplacés par le Blé, l'Orge.

	1	2	3	4	
				ha	% surface totale
Pommes de terre	1,5		0,5	64,5	3,4
Rutabagas	0,5			22,5	
Choux	0,5		0,5	4,7	
Betteraves	1,5			57,2	3
Blé	4,5	1,5		183	9,8
Avoine	1,5	1	2	139,2	7,4
Orge de printemps	1,5			45,2	
Seigle		0,1	2	18	
Sarrazin	0,5			6,5	
Trèfle violet	1,5	0,9		100,2	5,3
Prairies temporaires	2,5	1,2		84	4,5
Prairies permanentes + (pâturages)	6	2,5	3,3	360	19,2
Ajoncs (cultivés)		1		46,5	
Jachères				17,5	
Landes-friches-bruyères	10	14,5	4,7	555,5	29,6
Forêts-taillis				42,7	
Surface sous talus				78,2	(364 km), 4,2 %
Superficie totale	35	25	13,6	1873	
Bovins adultes	14	8		694	
Élèves 1-2 ans	9	3		186	
Élèves moins d'un an	6	2		227	
Porcs à l'engrais	9	3		433	
Chevaux	3	4		216	
Moutons				45	

Les possibilités de rendement de ces derniers sont bonnes et paraissent plus en relation avec le choix des variétés, des techniques culturales et de la fumure que du sol, puisque dans la zone de Loguivy-Plougras, Lohuec, les rendements extrêmes en Blé observés variaient, pour des terres assez comparables et réputées pauvres, de 3,5 q/ha jusqu'à 60 q/ha (en 1956).

Donnons quelques exemples d'équilibres de cultures pour quelques exploitations de la région de Scrignac (colonnes 1-2-3) et la répartition des surfaces donnée par M. BECAM, conseiller agricole de la zone témoin de Scrignac-Bolazec (colonne 4), pour 84 exploitations.

La colonne 1 correspond à une exploitation au-dessus de la moyenne, bien tenue, la colonne 3 à une exploitation peu intensive, enfin la colonne 2 à une exploitation moyenne, mais en conditions difficiles.

Pour le cheptel, l'on arrive à la charge de une unité de gros bétail bovin à l'hectare de surface agricole utile, cette dernière réduite souvent par une forte proportion de landes.

Les prairies, fauchées, fournissent 1 à 3 tonnes de foin de mauvaise qualité (tout spécialement en raison de la récolte tardive), et une pousse de regain parfois pâturée.

Les assolements de type classique comportent généralement la succession suivante : plante sarclée-Blé-céréale secondaire-Trèfle violet-Blé-plante sarclée..., et l'exploitant réserve surtout Sarrazin, Seigle aux terres de défriches.

Parallèlement au développement des prairies temporaires pâturées, les bovins de la race Normande ont réussi autour de Loguivy-Plougras, à la limite du Finistère, dans des conditions voisines de celles de la Montagne d'Arrée Finistérienne, où la race Armoricaine domine.

Donnons, dans le tableau ci-dessous les résultats de quelques analyses de terre de la région, en complément du tableau VII *bis*, relatif aux sols de landes et d'herbages :

	A	B	C	D	E	F	G	H
pH	4,9	5,1	4,2	3,7	5,0	6,5	5,6	5,2
Rétention en eau (% M. S.)	98	117	170	209	62	111	68	80
Perte à la calcination (% M. S.)	18,1	16,3	41,6	82	7,6	20,5	10,6	14,2
C %	8,9	7,5	23	46	3,0	7,2		6,0
N %	0,67	0,68	1,19	1,77	0,28	0,73	0,42	0,53
C/N	13,4	11	19,5	25,8	10,7	9,9		11,3
Capacité d'échange								
« Cations » (meq/kg)					98	252		
Ca					13,5	159		
Mg					1,5			
K					1,0	6,0		

Niveaux :

A : Saint-Rivoal : pelouse à *Nardus stricta*, sur quartzites $d_1\gamma_1$ sol de 0 à 6 cm.
0- 6 cm B : Tréoffret, en Brasparts : prairie irriguée à *Holcus lanatus*.
0- 6 cm C : Nestavel, en Brennilis : lande à *Molinia caerulea*.
D : Nestavel, en Brennilis : tourbe de Sphagnums. Marais du « Yeûn Elez ».
E : Loguivy-Plougras : terre de culture (avoine), sur granulite de Plouaret-γ^1 (sol 0,15 cm).

F : Lohuec : terre de culture (Blé), sur schistes (phyllades de Saint-Lô) sol 0-15 cm.
G : Lohuec : terre de culture (Avoine), sur schistes (phyllades de Saint-Lô) sol 0-15 cm.
0-15 cm H : Saint-Rivoal : terre de culture (Betteraves). Sur quartzites, *d*1γ1

Notons l'élévation progressive du rapport C/N avec la dégradation de la flore.
B : Prairie à *Holcus lanatus* C/N = 11.
A : Pelouse à *Nardus stricta* C/N = 13,4.
C : Lande à *Molinia* C/N = 19,5. Le sol évolue vers l'humus brut, en même temps que s'abaisse le pH.
D : Tourbe C/N = 25,8, évolution extrême en conditions anaérobies.

Relevés botaniques de landes et d'herbages.

Le tableau VIII donne quelques exemples de végétation naturelle de landes et bruyères : *Molinia caerulea, Erica ciliaris* et *Agrostis setacea* dominent.

Le relevé 48 représente un type de lande classique des crêtes de la Montagne d'Arrée, sur terrain podzolique : (podzol humique).

Tableau VIII

Montagne d'Arrée et Landes du Méné-types de végétation de landes.

Noms scientifiques	Noms communs	48	49	50
		%	%	%
Molinia caerulea (L.) Moench	Molinie	36,00	28,20	32,69
Agrostis setacea Curtis		18,67	17,95	tr.
Sphagnum sp.	Sphaignes	6,67		3,85
Scirpus pauciflorus Lightf.		8,00		3,85
Erica ciliaris L.		21,33	25,64	21,15
Erica Tetralix L.		1,33		17,31
Erica cinerea L.			5,13	
Ulex nanus Forst.	Ajonc nain	5,34	5,13	1,92
Calluna vulgaris (L) Hull.	Callune		5,13	
Carex panicea L.		1,33		tr.
Potentilla Tormentilla (L) Necker		1,33		
Ulex Gallii Planch.			12,82	
Lichens (Cladonia sp.)				17,31
Carex Œderi Retz				1,92
Genista Anglica L.				tr.
Serratula tinctoria L.			tr.	
Arrhenatherum Thorei Duby			tr.	
Gentiana Pneumonanthe L.				tr.
Drosera rotundifolia L.				tr.

La matière organique a évolué vers un humus brut : en surface C/N = 19,5 (0-6 cm). Cette rétrogradation est très marquée plus en profondeur : entre 6 et 15 cm C/N = 37,7.

Dans le relevé 49 (Menez Coat Arc'Herno, en Scrignac), la présence de *Calluna vulgaris, Erica cinerea, Ulex Gallii*... dénote un caractère d'aridité plus marqué. Nous retrouvons dans cette zone l'*Arrhenatherum Thorei*, qui, de la région de Morlaix, Plourin-Morlaix, descend vers les rochers du Cragou et Scrignac.

La troisième analyse botanique (n° 50) correspond à une mouillère dans une lande argileuse, entre Scrignac et Guerlesquin : *Drosera rotundi-*

Tableau IX.

Montagne d'Arrée - herbages et pacages.

Noms scientifiques	Noms communs	51	52	53	54	55	56	57	58	59
		%	%	%	%	%	%	%	%	%
Graminées										
Lolium sp.	Ray-grass	0,70	—	—	—	—				
Total « bonnes graminées »		0,70								
Holcus lanatus L.	Houque laineuse	5,63	19,60	11,30	5,83	14,43	8,9	3,63		
Poa trivialis L.	Pâturin commun		1,31							
Glyceria fluitans (L) R. Br.	Glycérie					0,99				
Total « graminées médiocres »		5,63	20,91	11,30	5,83	15,42	8,9	3,63		
Agrostis tenuis Sibth		30,28	0,65	2,02	4,03	0,50	—	10,88	2,74	5,94
Anthoxanthum odoratum L.	Flouve odorante		1,96	8,87	3,59	11,44	6,7	3,63		
Festuca ovina L.	Fétuque ovine		18,29		8,52		2,2	9,84		
Cynosurus cristatus L.	Crételle		1,31	3,23					tr.	
Nardus stricta L.	Nard raide				8,07		—	1,55	3,20	4,32
Agrostis canina L.			1,31	12,51	12,11	19,40		4,66	13,70	16,22
Danthonia decumbens (L) D. C.			0,65	0,81	4,48			5,18	20,09	7,57
Molinia caerulea (L.) Moench	Molinie		13,06	0,40	3,14		2,2	5,18	22,83	20,00
Total « mauvaises graminées »		30,28	37,23	27,84	43,94	31,34	11,1	40,92	62,56	54,05
Légumineuses										
Trifolium repens L.	Trèfle blanc	18,31	0,65	10,49	1,79	8,95	6,7	—	—	—
Lotus uliginosus Schk	Lotier velu	2,71	1,31	9,28	8,07	6,96	11,1	3,11	1,37	—
Total « légumineuses »		21,02	1,96	19,77	9,86	15,91	17,8	3,11	1,37	—

Divers										
Hypnum sp.	Mousses	4,93	15,03	15,73	12,56	6,47	13,4	12,43	3,65	11,89
Stellaria uliginosa Murr.							2,2			
Carex panicea L.			4,57				11,1	1,55	10,04	2,15
Achillea millefolium L.		14,08						—	—	—
Plantago lanceolata L.	Plantain lancéolé	2,11	6,53	1,21	5,83	7,96	4,4	3,11		0,54
Ranunculus repens L.		8,45				1,99	2,2			
— acer L.	Renoncules		0,65	0,40			—	—	—	—
— Flammula L.				3,23		1,99	4,4			
Juncus effusus L.				1,21	0,90	1,49	8,9			
— lamprocarpus Rchb.	Joncs		5,23	7,26	1,34	5,97	—	—	3,20	
Potentilla Tormentilla (L) Necker		1,41		1,21	10,31			7,77	4,57	12,43
Luzula campestris L.					2,24	1,99	—	—	—	—
Hieracium Pilosella L.	Épervière Piloselle							0,52		0,54
Carex leporina L.				7,26			—	—	—	—
Carex acutiformis Ehrh.			1,31				—	—	—	—
Rumex Acetosa L.	Oseille				0,45	0,50	—	—	—	—
Cardamine pratensis L.	Cardamine des prés		0,65				2,2			
Lychnis Flos. Cuculi L.					0,45	0,50	—	—	—	—
Sphagnum sp.	Sphaignes						—		1,37	
Carex stellulata Good.				1,61			2,2	—	—	—
— pulicaris L.						0,50	—	—	—	—
— ampullacea Good.			5,23				—	6,22	—	—
— Oederi Retz.					3,14				3,65	1,08
Scirpus caespitosus L.							—	—	—	1,08
Wahlenbergia hederacea (L) Rchb.						1,99		3,63	tr.	3,24
Carum verticillatum (L) Koch				0,40		3,48	2,2	—	1,37	1,08
Hydrocotyle vulgaris L.				0,40			—	—	0,46	—
Galium Hercynicum Weigel				0,40			—	8,81	—	1,62
Viola palustris L.						1,99	—	—	1,83	2,70
Pedicularis palustris L.							8,9	0,52	0,91	—
Cirsium anglicum Lobel							—	4,66	3,20	0,54
Peucedanum lancifolium Lange					0,45		—	0,52	—	—
Veronica officinalis L.					0,45		—	1,04	—	—
Narthecium ossifragum (L) Huds.							—	—	—	1,62
Erica ciliaris L.	Bruyère ciliée						—	—	tr.	1,62
Espèces variées		11,39	0,70	0,77	2,25	0,51	—	1,56	1,82	3,81
Total « divers »		42,37	39,90	41,09	40,37	37,33	62,2	52,34	36,07	45,95

Tableau IX *(suite)*.

Relevés botaniques. Montagne d'Arrée.

48. — Roc'h Trévézel : lande sur quartzites de Plougastel (*d*1γ1) Podzol typique.
49. — Ménéz Coat Arc'Herno en Scrignac : type de lande sèche du Méné, sur 2*d*.
50. — Ménéz Coat Arc'Herno en Scrignac : type de lande humide du Méné, fond argileux (2 d. schistes de Bolazec).
51. Le Couzannet, en Brennilis : pâture sur granit de Huelgoat γ1 dégradée : envahie par le genêt (*Sarothamnus Scoparius*).
52. Loguivy-Plougras : prairie tourbeuse, marécageuse, toujours fauchée. Gley podzolique avec 60-70 cm de tourbe, sur granulite de Plouaret.
53. — Tréoffret, en Brasparts : prairie tourbeuse avec nombreuses sources. Gley podzolique, sur quartzites de Plougastel (*d*1γ1). Zones sèches présentant : *Nardus stricta* L.$^{++}$, *Danthonia decumbens* (L) D. C.$^{+}$...
54. — Saint-Rivoal : même type d'herbage, sur cornéennes (Grauwacke du Faou, métamorphisée par le granit de Huelgoat)-2*d*γ.
55. — Saint-Rivoal : pré irrigué. Niveau à Gley à 15 cm, même type de terrain.
56. — Tréoffret, en Brasparts : prairie fauchée, puis pâturée, très maigre, non fertilisée « Gley » superficiel (5 cm). Sources nombreuses avec remontées d'hydroxyde ferrique.
57. — Pontcoter, en Brennilis : prairie de la Vallée de l'Elez, sur tourbe (Gley podzolique).
58. — Tréoffret, en Brasparts : lande marécageuse, plus ou moins pâturée, sur quartzites de Plougastel (*d*1γ1).
59. — Saint-Rivoal : même type de végétation.

Tableau IX *bis*

Montagne d'Arrée. Landes du Méné. Analyses de terres.

	48											
	Surface 0-6 cm	6-15 cm	49	51	52	53	54	55	56	57	58	59
pH eau	4,4	4,1	4,6	5,2	5,1	4,6	5,0	4,8	4,8	4,7	4,7	4,9
pH KCl	3,2	3,2	3,8	4,5	4,4	3,9	4,1	4,0	4,3	3,9	4,1	4,0
Rétention en eau % M S	64	120	80	80	314	180	93	212	93	144	171	147
Matières organiques												
% (perte au feu)	94,8	28	21,8	11,0	22,9	34,4	13,8	33,3	14	22	39,6	24,6
C %	22,8	13,2	—	5,2	11,4	16,2	6,4	16,2	5,87	8,4	17,4	10,5
N %	1,17	0,35	0,71	0,49	0,92	1,11	0,57	1,27	0,52	0,60	1,19	0,81
C/N	19,5	37,7				14,6	11,2			14	14,6	
Cations échangeables meq/kg												
Cations totaux	155		96	180	273		160			86	290	157
Calcium	13			108	100		45			25	21,5	11,5
Magnésium	17,5		5,6	13,2	28,7		5,2			4,5	12,5	12
Potassium	6,0		4,9	3,7	3,5		2,1			0,7	4	3,2
Sodium	5,9		4,5	4,0			2,6			2,8	7	4,7

folia, Gentiana Pneumonanthe, Genista Anglica, Carex Oederi, Erica Tetralix, en sont les éléments caractéristiques.

Notons l'abondance des lichens, indice de grande stérilité de ce terrain où les Pins silvestres eux-mêmes se développent mal (sol imperméable).

Dans le tableau IX, nous avons rassemblé quelques analyses de flore de prairies et pacages.

La rareté des bonnes graminées, la dominance des graminées les moins productives et des espèces diverses sont des caractères marquants.

Le relevé 51 fournit l'exemple d'un pacage dégradé, sur le granit de Huelgoat, type botanique très répandu, où domine *Agrostis tenuis*, *Achillea millefolium*, et Trèfle blanc.

Nous trouvons aussi des prairies fauchées, de compositions botaniques variées, avec Houque laineuse, Molinie et Fétuque ovine (relevé 52) ou avec abondance d'*Agrostis canina* ssp. *fasciculatis* (relevés 53 à 57). La Flouve odorante, *Danthonia decumbens*, les mousses, le Lotier velu, abondent, accompagnés parfois par le Nard raide, *Carum verticillatum*, le Plantain lancéolé, les Joncs et une flore très composite.

L'on passe peu à peu à des landes plus ou moins pâturées, semblables aux parcelles 58 et 59, avec *Agrostis canina, Danthonia decumbens, Nardus stricta, Molinia caerulea, Potentilla Tormentilla, Carex panicea*

Photo 6. — Environs de Saint-Rivoal (Montagne d'Arrée). Prairies irriguées très dégradées, *Danthonia decumbens, Nardus stricta, Juncus* sp...

dominants, accompagnés souvent d'espèces de la tourbière à Sphagnums : *Viola palustris, Narthecium ossifragum, Cirsum anglicum*... (Photo 6).

Les pH, très bas, dépassent rarement 5 : il s'agit de parcelles très peu fertilisées.

V. — MONTAGNE NOIRE ET PRESQU'ILE DE CROZON

Caractères particuliers.

La Montagne Noire, dont nous avons indiqué précédemment les limites ne constitue guère qu'une bande étroite, moins importante que la Montagne d'Arrée.

Géologiquement, cette région coïncide avec les affleurements des terrains siluriens, principalement le grès Armoricain Ordovicien (1s) et les schistes d'Angers (2s), roches dures qui correspondent aux sommets (Menez C'Hom...).

Vers la presqu'île de Crozon, ces terrains sont accompagnés par les

schistes et grès de Saint-Germain-sur-Ille (3s), schistes de Rosan, associés à des coulées importantes des éruptions Siluriennes du Menez Hom : (tufs de Rosan), qui donnent généralement des sols profonds et fertiles.

Nous ne pouvons par contre tracer la physionomie géologique détaillée de la Presqu'île de Crozon, mosaïque de presque tous les terrains du département.

Le climat, en règle générale assez sec sur le littoral, c'est à-dire dans la plus grande partie de la presqu'île de Crozon, se fait plus frais et plus humide vers la Montagne Noire, notamment vers l'est : Laz, Roudouallec, Gourin...

Caractères agricoles.

Des exploitations très morcelées, couvrent la Presqu'île de Crozon. Nombreuses landes, polyculture, mais agriculture peu intensive, telles sont les caractéristiques principales de cette région.

La Luzerne est cultivée sur les côtes : Crozon, Morgat, Camaret...

La Montagne Noire, peu exploitée, comporte surtout des landes : Sarrazin, Seigle, sont encore ici souvent cultivés.

Les bovins et quelques moutons, broutent quelques pacages ou de rares prairies temporaires, vite dégradées.

Nous avons pu faire l'analyse de quelques terres de la région.

Les résultats figurent dans le tableau X :

TABLEAU X

Montagne Noire : types de landes

Espèces	60	61
Molinia caerulea (L.) Moench	24,43	49,18
Agrostis setacea Curtis	16,28	15,00
Ulex nanus Forst	9,30	
Ulex Gallii Planch		18,33
Erica ciliaris L	36,05	15,83
Erica cinerea L	8,14	0,83
Calluna vulgaris (L.) Hull	1,16	
Danthonia decumbens (L.) Lmk-D.C	2,32	
Carex binervis Sm	2,32	
Potentilla Tormentilla (L.) Necker		0,83
Arrhenatherum Thorei Duby	traces	

	A	B	C
pH eau	5,1	8,1	4,7
Rétention en eau % M. S.	109	59	78
Perte à la calcination % M. S.	18,2	5,6	12
C %	8,4		
N %	0,60	0,51	0,39
CO_3Ca		1,91	

Profondeur :

0- 6 cm A : L'Aber, en Crozon, ajonnière (*Ulex Europaeus, Dactylis glomerata*), sur tufs de Rosan ($\alpha\varepsilon 4$).
0-15 cm B : Tal-ar-Groas, terre de culture (Blé), sur schistes gothlandiens (3S). Sol chaulé.
0-15 cm C : L'Aber, en Crozon, terre de culture (Pommes de terre), sur tufs de Rosan ($\alpha\varepsilon 4$).

TABLEAU XI. — *Montagne Noire - Presqu'île de Crozon : types d'herbages.*

Noms scientifiques	Noms communs	62	63	64	65	66	67	68	69	70
		%	%	%	%	%	%	%	%	%
Graminées										
Lolium sp.	Ray-Grass	—	2,22	0,71	2,96	2,72	10,29	9,92	20,49	7,75
Dactylis glomerata L.	Dactyle	1,20	1,11	1,43	—	—	—	—	—	—
Total « bonnes graminées »		1,20	3,33	2,14	2,96	2,72	10,29	9,92	20,49	7,75
Poa trivialis L.	Pâturin commun	1,80	—	—	7,10	0,54	3,68	8,51	10,66	4,64
Holcus lanatus L.	Houque laineuse	10,18	22,24	2,86	14,80	8,16	5,15	4,96	18,03	15,52
Agrostis stolonifera L.		—	—	—	—	2,17	0,73	3,55	1,64	—
Agrostis gigantea Roth.		0,60	—	—	—	0,54	—	—	—	—
Poa pratensis L.	Pâturin des prés	—	—	—	—	—	—	0,71	—	0,77
Total « graminées médiocres »		12,58	22,24	2,86	21,90	11,41	9,56	17,73	30,33	20,93
Agrostis tenuis Sibth.		22,15	20,00	18,58	3,55	8,16	14,72	11,35	0,82	20,95
Anthoxanthum odoratum L.	Flouve	6,59	13,34	2,14	5,92	3,26	—	2,84	4,92	0,77
Cynosurus cristatus L.	Crételle	15,56	3,33	0,71	5,92	7,61	3,68	1,42	0,82	3,88
Festuca sp. (ovina)	Fétuque ovine	0,60	—	0,71	0,59	—	—	—	—	—
Gaudinia fragilis (L) P.B.		0,60	—	—	1,18	0,54	0,73	—	3,28	—
Bromus mollis L.	Brôme mou	—	—	—	—	0,54	—	—	—	—
Poa annua L.	Pâturin annuel	—	—	—	—	—	—	—	—	1,55
Agrostis canina L.		—	—	—	3,55	0,54	—	—	—	—
Danthonia decumbens (L) Lmk-D.C.		—	—	10,72	—	1,09	—	—	—	—
Deschampsia caespitosa (L) P.B.	Canche	—	—	0,71	—	—	—	—	—	—
Total « mauvaises graminées »		45,50	36,67	33,57	20,71	21,74	19,13	15,61	9,84	27,15
Légumineuses										
Trifolium repens L.	Trèfle blanc	8,98	4,44	2,86	8,28	—	20,61	27,66	13,11	28,69
Trifolium fragiferum L.	Trèfle fraise	—	—	—	—	8,70	—	—	—	—
Lotus corniculatus L.		8,98	—	7,14	—	—	1,47	3,55	—	0,77
Lotus uliginosus Schk	Lotiers	—	3,33	—	1,77	1,09	—	—	—	—
Trifolium subterraneum L.	Trèfle souterrain	—	—	—	—	0,54	—	—	—	—
Trifolium filiforme L.	Trèfle filiforme	—	—	—	—	—	0,73	—	—	—
Total « légumineuses »		17,96	7,77	10,00	10,05	10,33	22,81	31,21	13,11	29,46

Tableau XI *(Suite)*.

Noms scientifiques	Noms communs	62	63	64	65	66	67	68	69	70
		%	%	%	%	%	%	%	%	%
Divers										
Hypnum sp.	Mousses	6,59	13,34	14,30	11,24	9,79	2,94	2,13	1,64	0,77
Plantago lanceolata L.	Plantain lancéolé	4,19	3,33	5,71	13,03	2,72	9,56	4,25	14,35	2,32
Ranunculus repens L.	Renoncule rampante	—	4,44	—	1,77	4,35	0,73	4,25	5,74	0,77
Taraxacum officinale Weber	Pissenlit	—	—	—	2,96	—	1,47	—	—	—
Achillea millefolium L.	Millefeuille	—	1,11	—	—	—	3,68	0,71	—	5,43
Hypochaeris radicata L.	Porcelle	4,79	4,44	8,57	—	3,26	0,73	2,13	—	1,55
Leontodon sp.		3,59	—	2,86	0,59	13,04	8,82	1,42	—	0,77
Hieracium Pilosella L.	Piloselle	1,20	—	4,29	—	—	—	—	—	—
Daucus Carota L.	Carotte sauvage	1,20	—	2,86	—	—	—	—	—	—
Brunella vulgaris L.		0,60	3,33	5,71	tr.	4,35	1,47	—	—	3,10
Potentilla Tormentilla (L) Necker		—	—	4,29	0,59	—	—	—	—	—
Potentilla Anserina L.		—	—	—	—	7,61	—	—	—	—
Juncus lamprocarpus Rchb.	Jonc	—	—	—	0,59	0,64	—	—	—	—
Centaurea pratensis Thuill.	Centaurée	—	—	0,71	—	—	—	—	—	—
Ranunculus bulbosus L.	Renoncule bulbeuse	—	—	—	—	—	6,62	—	—	—
Anthemis nobilis L.	Camomille	—	—	—	—	3,80	—	—	—	—
Carex panicea L.		—	—	0,71	—	—	—	—	—	—
Carex leporina L.		0,60	—	—	3,55	2,72	—	—	—	—
Linum Catharticum L.		—	—	0,71	—	—	—	—	—	—
Juncus effusus L.	Jonc	—	—	—	9,47	—	—	—	—	—
Espèces variées		—	—	0,71	0,59	1,62	2,19	10,64	4,50	—
Total « divers »		22,76	29,99	51,43	44,38	53,80	38,21	25,53	26,23	14,71

Tableau XI *bis*. — *Montagne noire, analyses de terres.*

	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	69 bis	70
pH eau	4,7	3,9	5,4	5,8	5,3	5,4	5,4	5,6	6,1	6,0	7,8	5,9
pH KCl	3,8	3,4	4,6	5,6	4,6	4,6	5,3	4,8	5,7	5,4	7,2	5,3
Rétention en eau % M. S.	136	128	101	161	111	113	76,6	81	119	92	70	110
Matière organique % M. S. (perte au feu)	27	17,7	10,7	15,9	12,4	16,3	9,1	10,9	13,6	11,3	7,6	16,6
C %	12,2				4,2		4,4	3,48			4,1	
N %	0,61	0,49	0,26	0,44	0,37	0,59	0,38	0,40	0,31	0,39	0,41	0,62
CO_3Ca											8,25	
Cations échangeables meq/kg												
Cations totaux (pouvoir d'échange)		57		160					116		75	201
Calcium		16,5		126					95		168,3	138
Magnésium		1		20							18,1	12,5
Potassium		1		2,1					1		2,7	6,5
Sodium											4,4	

Tableau XI *(suite)*.

Relevés botaniques. Montagne Noire et Presqu'île de Crozon.

60. — Montagne Noire : Argol : lande, sur grès armoricain (S^1).
61. — Montagne Noire : Croas-Janus, en Saint-Goazec : lande sur schistes d'Angers (S^2). Niveau à Glev à 10 cm. Humus brut, type « Mor » en surface.
62. — Presqu'île de Crozon : Tal-ar-Groas : pâture sèche, sur S^3 (grès de Saint-Germain-sur-Ille)
63. — Montagne Noire. Argol : pâture sèche, sur grès armoricain (S^1). Sol podzolique typique, -horizon B à 40 cm.
64. — Presqu'île de Crozon. Lanvéoc : pâture dégradée retournant à la lande. Sous-sol imperméable. (S^4 gréseux : psammites).
65. — Montagne Noire. Gouézec : prairie marécageuse, fauchée en première pousse, puis pâturée, sur S^{4-3} (schistes de Camaret).
66. — Presqu'île de Crozon. Tal-ar-Groas : pâture, très humide l'hiver, très sèche l'été, sur tufs de Rosan ($\alpha\varepsilon^4$).
67. — Montagne Noire . Argol : pâture dégradée (surpâturage), sur schistes et poudingues (S^{1a}), envahissement de la Fougère Aigle.
68. — Montagne Noire : prairie temporaire de 4 ans, surpâturée, en voie de dégradation, sur schistes d'Angers (S^2).
69. — Presqu'île de Crozon. L'Aber, en Crozon : prairie temporaire de 5 ans, sur tufs de Rosan ($\alpha\varepsilon^4$), traces de *Juncus glaucus* L., *Medicago Arabica* (L) All...
69 *bis*. — Presqu'île de Crozon, en bordure de mer : faciès sec et calcaire, tufs ($\alpha\varepsilon^4$). *Lolium perenne* L.$^{+++}$, *Trifolium fragiferum* L.$^{+++}$, *Cynosurus cristatus* L.$^{+}$, *Agrostis stolonifera* L.$^{++}$, *Pulicaria dysenterica*, *Cirsium lanceolatum* (L) Hill, *Carduus tenuiflorus* Curtis.
70. — Montagne Noire. Croas ar Pennec, en Laz : prairie temporaire sèche et dégradée par surpâturage de moutons, sur S^4. (schistes de Camaret).

Relevés botaniques.

Dans le tableau X, figurent deux relevés botaniques de landes de la Montagne Noire.

Dans la première, sur le grès armoricain à Argol dominent *Erica ciliaris* et *Molinia caerulea*. Il convient de noter la présence d'*Arrhenatherum Thorei*, ainsi que la flore plus variée que celle de la deuxième lande, située sur les schistes d'Angers, en zone plus arrosée.

Le tableau XI correspond à des relevés botaniques d'herbages. Ce sont par exemple des pâtures, plus ou moins dégradées (relevés 62-63-64) et (67) ; dans les parcelles séchantes (62-63), *Agrostis tenuis* domine, avec Flouve, Crételle, mousses, plantes à rosettes, Houque laineuse. La dégradation se manifeste davantage en pacage à sous-sol imperméable, sujet aux inondations d'hiver (relevé 64) : présence de *Danthonia decumbens*, de *Deschampsia caespitosa*, *Hieracium Pilosella*...

Dans la Presqu'île de Crozon, les pâtures argileuses, mouillées l'hiver, très sèches l'été présentent souvent du Trèfle fraise, du Brôme mou, Trèfle souterrain, *Potentilla Anserina*, *Juncus glaucus* (relevé 66).

Les analyses 68 à 70 portent sur des prairies temporaires dégradées. En bordure de mer, sur sols où la variation du plan d'eau est importante, *Pulicaria dysenterica*, *Agrostis stolonifera*, *Trifolium fragiferum* sont des éléments caractéristiques, accompagnés parfois de *Juncus acutus* L. (relevé 69 bis).

Si le Ray-grass Anglais se maintient parfois assez bien (69), la sécheresse estivale du littoral bloque complètement sa croissance de juin à septembre.

Nous pouvons observer enfin des prairies surtout fauchées, marécageuses (n° 65), avec Houque laineuse : *Agrostis canina subsp. fascicularis*, Plantain, Joncs.

TROISIEME PARTIE

DISCUSSION

Après cette étude du milieu naturel, puis des diverses régions agricoles, nous pourrions envisager les méthodes d'amélioration de la productivité fourragère.

Examinons les problèmes dans l'ordre suivant :

1° Améliorations culturales générales, c'est-à-dire travail du sol et fertilisation ; ou particulières, intensification des cultures fourragères.

2° Améliorations zootechniques.

3° Problèmes économiques.

1° AMÉLIORATIONS CULTURALES

A. — Généralités.

La motorisation permettrait dans bien des cas l'utilisation de rouleaux « Croskill » ou « Cultipacker », qui manquent presque totalement.

Ce manque d'équipement contraint bien des exploitants à semer prairies temporaires ou céréales, dans de mauvaises conditions techniques en utilisant herse et rouleau plombeur.

Lorsqu'on parle des problèmes généraux de fertilisation des sols bretons, l'on insiste généralement sur l'utilisation des amendements calcaires et des scories.

Le « Trez », sable de dunes marines, contient 50 à 60 p. 100 de carbonate de calcium ; le Maërl, constitué par les squelettes de diverses algues calcaires, renferme surtout du carbonate de calcium avec 4 à 5 p. 100 de carbonate de magnésium (1,13).

Si les amendements calcaires sont relativement peu coûteux, leur utilisation excessive provoque parfois des accidents par suite de carences conditionnées en manganèse ou en bore.

Ces accidents sont particulièrement nets dans la bande granulitique de Cornouailles : ils ont été étudiés par M. COPPENET, à la Station Agronomique de Quimper, qui indique une zone optimun de pH entre 5,6 à 6,2.

Si la recherche de pH neutres est dangereuse dans la Pénéplaine Sud, nous avons vu réaliser des apports de 8 à 10 tonnes à l'hectare du « Trez » sans inconvénient sur défriches, en d'autres régions.

Toutefois, bien des herbages naturels correctement exploités et fertilisés prospèrent vers pH 5,6, et nous avons pu voir des prairies temporaires bien établies dans des sols de pH 4,9 à 5,2.

Les engrais phosphatés, en particulier les scories, sont largement utilisés et des doses de 600 à 800 kg par an et par ha sont fréquentes.

Si les réserves du sol en acide phosphorique sont ainsi accrues, il pourrait toutefois se produire des blocages, par exemple sous forme de phosphates de fer et d'alumine, qui expliqueraient, du moins en partie, les faibles quantités d'acide phosphorique trouvées dans bien des analyses. C'est là toute fois une hypothèse.

Les méthodes d'extraction de l'acide phosphorique dit assimilable, mises au point pour les sols de culture donnent-elles une idée valable de la fertilité « phosphatée » en sols de prairie ? Nous l'ignorons.

La fertilisation moyenne, dans le département, est estimée, en unités des éléments fertilisants N, P et K par hectare, à 19-41-28. L'azote et la potasse sont surtout consommés par les régions maraîchères.

Il semble donc que l'intensification fourragère doive entraîner, en premier lieu, une utilisation accrue des engrais azotés.

D'autres problèmes de fertilisation se posent dans la mise en valeur des défriches : landes sur sols podzoliques, herbages humides à Gley.

Une technique culturale « standard » (1) de défriche est suivie dans le Nord du département, notamment les Cantons de Landivisiau, Sizun et comprend les étapes suivantes :

Passage du rotavator — Epandage de l'amendement calcaire supposé utile — de 800-1 000 kg/ha de scories, 200 kg de chlorure de potasse et 20-30 tonnes de fumier.

Puis labour, préparation du terrain pour le semis, apport de 200 kg/ha de superphosphate, 100 kg/ha de sulfate d'ammoniaque, éventuellement de purin.

Dans de telles conditions, nous avons pu observer sur des défriches directes de Bruyères, de belles réussites de Ray-grass d'Italie, de Dactyle, de Ray-grass anglais, de Choux fourragers, de Betteraves et, à plus forte raison, d'espèces réputées moins exigeantes : Sarrazin, Seigle, Colza fourrager, Navette.

La réussite de telles cultures est facilitée par l'enfouissage d'engrais verts, tels que Seigle, Colza, Sarrazin, sans doute par activation de la vie microbienne du sol (18).

B. — Amélioration des herbages naturels.

Les prés de fauche, traditionnellement irrigués, sont souvent très dégradés.

L'excès d'irrigation entraîne un lessivage et une acidification du sol, avec formation de gleys podzoliques.

(1) Technique préconisée par les conseillers agricoles de la Chambre d'Agriculture.

D'autre part, la fauche trop tardive (fin juin) favorise la multiplication des espèces précoces, souvent peu intéressantes, telles que Flouve odorante, Brôme mou, Houque laineuse et ne fournit que du foin de mauvaise qualité, pailleux, peu feuillu.

Le pâturage en regain de ces prés, sans assainissement préalable, provoque un défoncement du terrain et favorise la multiplication des Joncs et des Iris (*Iris pseudacorus*).

Comment envisager l'amélioration ?

Il convient en première urgence de supprimer l'irrigation, d'utilité très discutable sous un climat pluvieux à hiver doux ; d'intensifier la fumure et de faucher plus tôt, par exemple en fin mai, afin de récolter un foin de meilleure qualité.

C'est ainsi qu'à l'Ecole d'Agriculture du Nivot, en 3 ans de telles améliorations, la récolte de foin est montée de 3 tonnes/ha à 7 t/ha, grâce à l'extension de la Fétuque élevée (*Festuca arundinacea*) (voir relevé n° 20).

Mais, bien souvent les bonnes espèces fourragères font défaut et l'amélioration sur laquelle on compte se revèle non rentable.

Le Centre d'Expérimentation de Trévarez, par des essais d'engrais sur prairies naturelles assez dégradées, à base de Houque laineuse, *Agrostis tenuis*, Flouve odorante et Plantain lancéolé, a pu chiffrer les coûts de l'Unité Fourragère supplémentaire obtenue grâce à la fumure : 57 fr la première année (1954), 22 fr la seconde année, 15 fr 30 la troisième année, tandis que le chiffre était de 2 fr 65 sur prairies temporaires.

D'autres essais d'amélioration ont été entrepris par les méthodes classiques de la « Rotation des herbages » (système WARMBOLD).

L'on sait en effet que l'exploitation intensive permet un accroissement notable de la proportion des bonnes graminées, spécialement du Ray-grass anglais.

Cependant, dans les meilleures conditions requises par cette graminée, sur sol argileux et en microclimat régulièrement pluvieux, à l'Ecole d'Agriculture du Nivot, nous n'avons pas observé plus de 30 p. 100 de Ray-grass anglais.

Cette espèce est rarement à sa place sur sols filtrants, en climats à sècheresse estivale, et bien des rotations d'herbages sont transformées en paillassons (Quimper, Fouesnant), les années sèches.

Le retournement de nombreux herbages naturels et leur reconversion en prairies temporaires et en cultures fourragères représente sans doute la méthode d'amélioration à la fois la plus rapide et la plus économique.

C. — Les prairies temporaires.

La prairie temporaire assolée n'est pas une nouveauté : depuis près de 25 ans, elle est connue dans le Bassin de Châteaulin ; mais la véritable

culture de l'herbe, utilisant des variétés sélectionnées de graminées ne s'est répandue que très récemment.

Examinons le comportement des principales espèces actuellement préconisées, en commençant par les graminées.

Le Ray-Grass d'Italie.

Le Ray grass d'Italie est bien connu dans le département, puisque la région du Porzay en est depuis de nombreuses années, une région productrice de semences.

Ses avantages sont multiples :

Il s'établit aisément, même en terre insuffisamment préparée et son premier développement rapide lui permet de s'implanter sur des défriches

Photo 7. — Semis de Ray Grass d'Italie, 3 semaines après levée, sur défriche de lande tourbeuse. Plourin-Morlaix, 19 août 1957.

directes de vieux herbages, où les germinations innombrables de Houque laineuse (*Holcus lanatus*) et même parfois de Glycérie (*Glyceria fluitans*) concurrencent sérieusement les Fétuques, Fléoles, et parfois même le Ray Grass anglais.

Nous en avons vu aussi bien sur défriches de bruyères, en terrain sec et podzolique (Bodilis) que sur retournement de prairies tourbeuses suintantes (Sizun, Pleyber-Christ, Landivisiau) où il semble résister à l'excès d'humidité, pourvu qu'il ne s'agisse pas d'eau stagnante. Photo 7.

Sa pousse hivernale continue, du moins en année normale, est sans doute sa qualité la plus précieuse : en terres saines, semé en juillet-août, après céréales ou Pomme de terre précoce, il est souvent cultivé en culture dérobée pour le pâturage d'hiver.

Le Ray-Grass anglais.

L'on apprécie moins actuellement le Ray Grass anglais, en raison de sa sensibilité à la sècheresse : il convient aux zones schisteuses — Montagne d'Arrée, Montagne Noire, Sud de la Pénéplaine Nord —, mais très peu aux zones côtières, surtout en terrains granitiques filtrants.

Dans la région de Sizun, nous l'avons vu bien réussi, en retournements de prés humides de la vallée de l'Elorn (relevé nº 6) (variété *Rvp Melle pâture*).

Il semble aussi productif que le Dactyle à l'Ecole d'Agriculture du Nivot, au Centre d'essais de Trévarez, c'est-à-dire en microclimats très pluvieux,

Par contre, en milieux plus secs, il est très attaqué par la Rouille (*Puccinia coronata*), par exemple dans la région de Fouesnant.

Le Dactyle.

A l'instar du Ray Grass d'Italie, le Dactyle fait preuve d'une faculté d'adaptation remarquable. Photos 8, 9, 10 et 12.

Il réussit bien sur défriches de landes à Ericacées.

Photo 8. — Prairie temporaire de dactyle (variété : *Trifolium II*), ensemencée en avril 1957. Vue de la deuxième pousse (19 août 1957) : hauteur moyenne des feuilles 85 cm. Culture établie sur défriche de lande tourbeuse : Plourin-Morlaix.

Aux environs de Plourin-Morlaix, un Dactyle « *Trifolium II* » avec Trèfle blanc, semé le 17 avril 1957, donnait en juin une première pâture, et atteignait, le 19 août, 85 à 95 cm de repousse feuillue. Photo 8.

La végétation naturelle comportait : *Erica Tetralix* +, *Calluna vulgaris* +, *Erica ciliaris* ++, *Salix repens* +, *Pteridium Aquilinum* +,

Agrostis canina subsp. fascicularis, Peucedanum lancifolium, Agrostis tenuis, Danthonia decumbens, Arrhenatherum Thorei (traces) *Osmunda regalis* (quelques touffes), *Ulex nanus*.

Il s'agissait donc d'une lande marécageuse, de type « Gley podzolique ».

Le Dactyle est aussi la graminée idéale pour les sols secs.

A Plouzévédé, par exemple, un Dactyle était bien implanté sur arène granitique très mince, sur retournement d'un maigre pacage dont la végétation était la suivante :

Anthemis nobilis +++ (indice de surpâturage), *Festuca rubra* ++, *Agrostis tenuis* ++, *Trifolium repens* +, *Achillea millefolium* +, *Leontodon* sp. ,...

Ses possibilités de repousse estivale seraient particulièrement précieuses dans les zones côtières, où les précipitations moyennes mensuelles

Photo 9. — Prairie temporaire de dactyle, établie sur défriche d'ajonc. Plourin-Morlaix,

de juin, juillet, août dépassent rarement 40 mm, là où la végétation des herbages naturels comporte des espèces indicatrices de cette sécheresse : *Trifolium subterraneum, Medicago, Arabica, Achillea millefolium* (relevés nº 33, 34, 36 par exemple).

La Fléole.

Nous n'avons observé de belles réussites de Fléole qu'en régions très pluvieuses, au voisinage de la Montagne d'Arrée (Sizun, Le Tréhou), et de la Montagne Noire (Coray).

L'on pourrait penser qu'elle conviendrait bien sur les retournements de prairies humides, des prés de vallée irrigués.

Il n'en est rien, car la Fléole résiste très mal à la concurrence de la Houque laineuse, si abondante dans ces terrains.

Enfin, sa repousse d'hiver semble faible, surtout si on la compare à celle du Ray-Grass d'Italie, ou même à celle du Ray Grass anglais.

La Fétuque des prés.

La Fétuque des prés, ainsi d'ailleurs que la Fléole, est inconnue à l'état spontané dans le département.

D'après les essais que nous en avons vu, elle semble surtout se plaire sur défriches de landes humides et argileuses, les sols à « Gley » typiques, sur retournements de prairies humides, à condition que la préparation du terrain ait été soignée.

La Fétuque des prés, en effet, comme la Fléole, résiste mal à la concurrence de la Houque laineuse.

Elle semble par contre résister assez bien à la sécheresse.

En semis du printemps 1957, sur défriche directe de lande sèche, aux environs de Bodilis, le Ray Grass anglais *S. 23*, le Ray Grass d'Italie de Mayenne, les Fétuques des prés « Trifolium » et « *Rvp. Melle* » ont donné une bonne première pousse, mais seules les Fétuques des prés étaient restées bien vertes en août, spécialement la variété « *Rvp. Melle* ».

Il s'agissait ici d'une lande sèche, sur quartzites, de type « podzol », où la végétation naturelle comportait : *Molinia caerulea* ++, *Erica ciliaris* +, *Nardus stricta* —, *Calluna vulgaris* ++, *Danthonia decumbens* +, *Ulex nanus*, *Pteridium Aquilinum*, *Salix repens*, *Scorzonera nigra*.

La Fétuque élevée.

A l'état spontané, la Fétuque elevée est assez peu répandue, et se cantonne principalement dans les zones littorales, soit sur sables de dunes calcaires (Anse de Goulven, Audierne, Le Conquet), soit sur terrains salés (Guissény, Riec sur Belon..) au niveau de végétation correspondant aux surfaces recouvertes par les grandes marées : *Festuca rubra*, *Juncus maritimus* L., *Agrostis stolonifera var. salina*, *Trifolium fragiferum* L.,*Carex punctata* Gaud, *Carex trinervis* Desf, *Glaux maritima* L.

Nous l'avons trouvée aussi dans quelques rares herbages irrigués (Le Nivot, en Lopérec ; Coat Méal), peut-être introduite avec le Trez, utilisé comme amendement calcaire ; et dans le zone de Peumérit, abondante sur les serpentines et amphibolites.

Nous n'avons pu examiner que deux prairies temporaires à base de Fétuque élevée (variété *Kentucky 31*), à la zone témoin de Loguivy-Plougras.

Un semis de l'automne 1956 sur retournement de prairie marécageuse à *Holcus lanatus* et *Anthoxanthum odoratum*, s'était bien établi, mieux sans doute qu'une Fétuque des prés dans les mêmes conditions.

Nous pouvons faire l'hypothèse que la résistance de la Fétuque élevée

au piétinement par période humide lui a permis de dominer les autres espèces, Houque laineuse, Pâturins facilement détruites lors d'un défoncement du terrain sous le pied du bétail.

Une autre Fétuque élevée, établie sur terrain sec, en semis de printemps 1957 s'était bien implantée, mais lentement : la végétation n'a démarré qu'au mois de septembre.

La Fétuque élevée s'adapte donc à presque tous les terrains.

L'on pourrait la préconiser pour les sables de dunes, milieu fort sec, soit en semis de printemps, très précoce, dès fin février, époque que le climat autorise, soit en septembre. Elle s'associerait bien à la Luzerne, espèce non seulement résistante à la sècheresse, mais aussi au sel.

Observations diverses sur les graminées.

Nous disposons, d'une part de quelques estimations de rendements de prairies temporaires, d'autre part de notations sur deux collections de variétés de graminées fourragères.

Photo 10. — Dactyle, semé au printemps 1957. Pousse le 25 août : Lohuec.

Les rendements de prairies ont été estimés d'après les notations de nombre de jours de pâturage d'Unités de Gros bétail bovin, de la production laitière par parcelle, traduites en Unités Fourragères d'après des méthodes classiques.

TABLEAU XII. — *Rendements approximatifs* (U F/ha) *observés sur quelques prairies temporaires.*

	nº	Janv.	Fév.	Mars	Avril	Mai	Juin	Juil.	Août	Sept.	Oct.	Nov.	Déc.	Total
Ray Grass d'Italie														
Plougonven 1957	1	400	1 200			3 000 f		2 500 f						7 100
Plouigneau 1957	2		5 130		1 830		3 120	1 650						11 730
Ray Grass anglais														
Plouvorn 1957	3			1 000			3 900		2 500					7 410 (p)
Loguivy-Plougras 1957	4			Pâturage du 15/2 au 25/8										7 600 (p)
Loguivy-Plougras 1957	5			Pâturage du 15/2 au 25/8										13 400 (p)
Loguivy-Plougras 1957	6						Pâturage du 1/5 au 25/8							9 200 (p)
Trévarez 1954	7													7 425
Trévarez 1955	8													9 460
Trévarez 1956	9													10 250
Dactyle														
Le Tréhou 1957	10							4 400						4 400 (p)
Trévarez 1954	11													6 945
Trévarez 1955	12													11 030
Trévarez 1956	13													12 540
Plougonven 1957	14							4 800						4 800 (p)

f = fauche (p) = rendements annuels partiels (arrêtés en général à fin août).

Tableau XII *(suite)*.

Observations.

1. — Semis le 28 septembre 1956. Ray-Grass d'Italie *Mayenne* et Trèfle violet. 2 fauches, en mai (6 t/ha. de foin) et le 28 juillet (5 t/ha.).
2. —Semis en octobre 1956 : Ray-Grass d'Italie *Mayenne*. Sur 60 ares, pour 11 unités de gros bétail bovin : pâturage du 15/2 au 15/3 (28 jours), du 6/4 au 14/4 (10 jours), du 17/5 au 4/6 (17 jours), du 10 au 19/7 (9 jours).
3. — Ray-Grass anglais « *Rvp. Melle pâture* » semé en septembre 1956.
4. — Ray-Grass anglais « *Rvp. Melle pâture* » semé le 12/9/1956, pâturé, sur un hectare par 4 vaches normandes.
5. Mélange de Ray-Grass anglais et Dactyle (Ray-Grass dominant), semé en fin août 1956. Une vache Normande (17 litres de lait/jour) sur 17 ares du 15 février au 25 août 1957. Pâturage rationné au piquet. Fertilisation importante, mais non précisée.
6. — Mélange de Ray-Grass anglais « *Rvp Melle pâture* » et dactyle « *Trifolium II* » avec trèfle blanc, semé début avril 1957 : 8 vaches normandes sur un hectare du 1/5 au 25/8/1957.
7. — 7 passages du bétail du 31/3 au 26/9, fertilisation 23-22-8 (N. P. K.). Herbe verte 49,5 t/ha.
8. — 7 passages du bétail du 13/4 au 27/10, fertilisation 72-25-25 (N. P. K.). Herbe verte 52,6 t/ha.
9. — 7 passages du bétail du 16/4 au 30/10, fertilisation 90-72-72 (N. P. K.). Herbe verte 80,6 t/ha.
10. — Dactyle « *Trifolium II* » avec trèfle blanc, semé le 20/4/1957.
    8 vaches Armoricaines du 22 juin au 20 août sur 1,10 ha.
11. — Dactyle *Trifolium II*. semé fin d'été 1953.
    7 passages du bétail du 31/3 au 26/9. Fertilisation 23-22-8. Herbe verte 46,3 t/ha.
12. — 7 passages du bétail du 13/4 au 27/10. Fertilisation 75-25-25. Herbe verte 61,3 t/ha.
13. — 7 passages du bétail du 16/4 au 30/10. Fertilisation 90-72-72. Herbe verte 99,6 t/ha.
14. — Dactyle *Trifolium II*, semé le 7 mai 1957 : au 19 août, l'on comptait 475 journées de pâturage à l'hectare (vaches Normandes).
    Fumure : 30 t/ha de fumier, scories 700 kg, superphosphates 200 kg.
    Chlorure de potassium 200 kg, sulfate d'ammoniaque 100 kg.

Il ne s'agit évidemment de grossières approximations : nous avons pris, pour simplifier, sauf dans le cas d'animaux exceptionnellement productifs, 10 unités Fourragères par jour de pâturage et par Unité de gros bétail bovin (vaches laitières, en général).

Ces observations sont consignées dans le tableau XII.

Les possibilités de rendements, qui s'échelonneraient de 6 000 à 15 000 Unités fourragères à l'hectare, sont confirmées par les expérimentations entreprises au Centre d'Essais de Trévarez par Salaün (4).

Il faudrait encore de nombreux essais pour préciser le comportement des diverses espèces et variétés sous les microclimats très nombreux du département.

Retenons seulement les rendements généralement très élevés, obtenus généralement grâce à une pluviosité abondante (parfois 1 500 mm à 2 000 mm en années pluvieuses).

Ray Grass d'Italie, Dactyle et peut-être Fétuque élevée semblent les espèces les plus importantes.

Le tableau XIII donne quelques notations de comportement de graminées, suivies sur deux collections, à l'Ecole d'Agriculture du Nivot, en Lopérec, et à l'Ecole d'Agriculture de Bréhoulou, en Fouesnant, la première localité en microclimat très pluvieux, sur sol argileux (schistes 2 d) — le second en microclimat à sècheresse estivale très marquée, sur granulite, donc sur sol très filtrant.

Si les précocités des Ray Grass anglais semblent suivre le classement établi dans la région parisienne, celles des Dactyles sont moins définies.

Tous les Dactyles épient sensiblement à la même époque au Nivot en 1956, et présentent en 1957 un classement de précocités à peu près normal, tandis que les écarts sont moins marqués à Bréhoulou.

Il faudrait sans doute plus d'années d'observations pour conclure, et démêler les influences respectives du mode d'exploitation et du climat.

Les attaques de *Puccinia coronata* sur Ray grass anglais paraissent plus importantes à Fouesnant où sa végétation est nettement ralentie par la sècheresse estivale.

TABLEAU XIII

Variétés	1	2	3	4	5	6	7
Ray Grass anglais							
S. 24	10/5	1/5	12/5		4,5	5	5
Rvp. Melle fauche	10/5	1/5	16/5	0	4	5,5	4
Primevère	8/5	1/5	7/5		4,5	4,5	6
S. 101	27/5	5/6	6/6		3,5	5	6
S. 23	29/5	5/6	6/6		2,5	3	5
Viris (Weibull)	24/5	5/6	5/6	0	1	3,5	4
Bocage	11/6	6/6		4			
Héraf	20/5	5/6	15/6				
Trianon	24/5	5/6	6/6	0	3	3	4
Rvp. Melle pâture	29/2	19/6	16/6	0	1	1,5	5
Commercial (Orégon ?)	8/5	25/4	5/5	10	6	3,5	7
Ray Grass d'Italie							
S. 22	20/5	5/6	20/5	6	0	3	
Rita			20/5				
Commercial			20/5				
Dactyles							
Germinal (S. 1)	8/5	1/5	12/5	0			3
Commercial (Danois)	6/5	25/4	6/5	7	4	5,5	8
S. 37	10/5	5/6	27/5	2	0,5	0	4
Floréal (S. 2)	7/5	5/6	27/5	2	0	0	3
Taurus				5			
S. 26	12/5	5/6	16/6	4	0,5	0	5
Prairial (S. 3)	9/5	8/7		0			
S. 143	12/5		5/6	0	0	0	5
Fléoles							
S. 51	12/6	19/6	17/6	0			0
S. 48			22/6				2
Médon (Canada)			11/6				2
Maintenon			13/6				0
Fétuques des prés							
S. 215			10/5				
S. 53			15/5				
Rvp. Melle			10/5				

Colonnes :

1-2-3 : précocités d'épiaison.

1. — Le Nivot, en Lopérec : Collection semée en fin février 1954. Dates d'épiaison en 1956.
2. — Même collection. Dates d'épiaison en 1957.
3. — École d'Agriculture de Bréhoulou, en Fouesnant. Collection semée au printemps 1956. Dates d'épiaison en 1957.

4-5-6-7 : Attaques de rouilles. Notation de 0 à 10 (0 = plantes résistantes).

4. — Le Nivot, 25 août 1956.
5. — Bréhoulou, 12 septembre 1956.
6. — Bréhoulou, 25 octobre 1956.
7. — Bréhoulou, 26 août 1957.

Notons aussi la grande sensibilité du Ray grass « *Orégon* » et du Dactyle *Danois* aux rouilles, sous des climats, il est vrai, particulièrement favorables aux attaques de ces parasites.

La plupart des Dactyles sélectionnés, sauf les variétés danoise, le Ray grass « *Rvp. Melle pâture* » résistent assez bien aux rouilles.

Nous disposons de quelques autres observations :

A Plouigneau, en semis du printemps 1957, deux Ray-grass d'Italie, exploités exactement de la même manière, ont été examinés le 19 août : la variété *Rvp. Melle* était très attaquée par *Puccinia coronata*, tandis que la variété *E. F. 486* (Danemark) était indemne.

Il faudrait aussi faire quelques remarques sur les conditions de réussite des prairies temporaires : les semis de printemps ne donnent pas toujours satisfaction dans les régions littorales, ainsi que dans la Pénéplaine Sud, sur terres filtrantes, en microclimats où la sècheresse survient précocement, souvent dès le mois de mai.

Dans les régions les plus arrosées, au contraire, les semis, même exécutés sous couvert de céréales, s'implantent assez bien, notamment les Dactyles.

Dans le tableau XII, nous n'avons évidemment retenus que les herbages bien exploités, en pâturage rationné bien conduit.

D. — Les prairies artificielles.

Le Trèfle violet.

Le Trèfle violet, dit « De pays », semé sous couvert de céréale de printemps est la forme la plus répandue de prairie artificielle.

Il est souvent mélangé au Ray grass d'Italie.

L'infestation des terres par le *Sclerotinia* interdit la culture de cette légumineuse plus de 2 années consécutives ; d'autre part bien des sols sont envahis par la cuscute ou plus souvent d'orobanche (*Orobanche minor* Sutton) au point que la culture du Trèfle violet a dû être abandonnée au profit de la luzerne (régions côtières. Porzay).

La multiplication de ces plantes parasites provient très probablement de la production de semences de trèfle chez l'exploitant, sans possibilités de triage suffisant, ainsi que de la commercialisation de ces graines sur les marchés locaux.

Le rendement varie de 30 à 70 tonnes à l'hectare de matière verte, en trois coupes, parfois quatre coupes au cours d'années favorables (1954 par exemple).

La Luzerne.

Cultivée sur le littoral Nord depuis le XIXe siècle, la Luzerne est actuellement répandue dans les régions maritimes. Il s'agit alors de cultures traditionnelles, avec semis sous couvert de céréale de printemps dans les mêmes conditions que celle du Trèfle violet.

Des essais récents ont démontré la possibilité de réussir la Luzerne en d'autres régions. C'est ainsi qu'au Centre d'Essais de Trévarez, celle-ci s'est bien établie, en semis du 13 avril 1955, en sol nu, sur terrain de schistes ardoisiers de Châteaulin (1 h) correctement amendé et fertilisé : en 1957, la luzernière ne présentait aucun signe de dégradation (4).

Voici le classement de quelques variétés en 1956 (tonnes/ha de matière verte).

Luzernes Flamandes	
Du Puits	62,12
Émeraude	61,66
F. D. 100	60,50
Orchésienne	60,02
Flamande certifiée	59,56
Luzernes de l'Ouest	
Marais de Luçon	55,40
Marais de Challans	52,54
Poitou Certifiée	53,25
Luzerne de Provence	45,11

La supériorité des Luzernes du type Flamand semble donc démontrée.

D'autre part, le semis de printemps, en sol nu, paraît un facteur important de la réussite.

Si la Luzerne demande des sols bien amendés, dont le pH soit amené à 6-6,4 au minimum, elle ne semble pas spécialement exigeante sur la nature du terrain : nous avons vu des luzernières bien établies sur granulite (Fouesnant-Ecole d'Agriculture de Bréhoulou ; Kerdeillou en Briec) — sur schistes (Trévarez sur schistes ardoisiers 1 h — Brasparts sur schiste à nodules 2 *d*. — Région du Porzay, sur phyllades de Saint-Lô) — sur kersantonite (environs de Quimper-Kerfeunteun), sur limons (région maraîchère de la Pénéplaine Nord).

Semée en sol nu, au printemps, la Luzerne permettrait la mise en valeur de sols sableux calcaires (anciennes dunes marines) où d'ailleurs elle vit souvent à l'état subspontané (Goulven-Pentrez Plage).

Légumineuses diverses.

Le Trèfle incarnat est souvent utilisé en mélange avec le Ray Grass d'Italie, en culture dérobée d'hiver, semée après céréale ou pomme de terre.

Trèfle hybride, Lotier corniculé, qui figurent dans quelques mélanges pour prairies artificielles sont peu productifs.

Le Trèfle d'Alexandrie, introduit, ne s'est guère répandu.

Mentionnons enfin la culture de l'Ajonc (*Ulex Europaeus*) : les repousses d'hiver étaient coupées et broyées pour la nourriture du bétail.

Nous avons peu de données sur la productivité de cette espèce, dont la culture est en déclin, en raison du travail considérable qu'elle demande,

pour la récolte et le broyage, dont la semence est rare et coûteuse et qui ne peut guère être exploitée avant la deuxième ou troisième année.

Si vers 1850, disait Louis OGES (12), « Un champ en Ajonc valait un champ en froment », reconnaissons que la situation s'est depuis longtemps inversée.

E. — Les cultures fourragères annuelles.

Betteraves.

Les Betteraves fourragères les plus répandues sont pauvres en matière sèche : variétés *Eckendorf commune — Jaune de Puiseux — 1/2 sucrière à collet vert.*

Les Betteraves Danoises à haute teneur en matière sèche se répandent actuellement et sont susceptibles de fournir des rendements très élevés.

Voici quelques observations d'essais de rendement rassemblés, d'une part par J. GOLVEN (Zone témoin de Langolen, 1955) et par M. BECAM (Zone témoin de Scrignac, 1957). Nous avons compté approximativement 0,9 U. F. par kg de matière sèche.

Variétés	Tonnage moyen T/ha	% de matière sèche	Unités fourragères U F/ha
I			
Rutabaga collet vert (témoin) ...	66,1	9	5 618
Eckendorf commune	102	7,6	6 936
Géante blanche 1/2 sucrière.....	78,4	10,8	7 604
Jaune de Puiseux.....	95,8	11,2	9 867
Péragis	90,1	11	9 190
Rod Øtofte	65	17,7	10 855
Gul Daeno	68,2	24,3	15 890
Pajberg Rex	63,3	18,7	11 204
Hunsballe	56,6	21,8	11 772
II			
Pajberg Rex (a)	82	?	?
» » (b)	91,8	?	?

I = Zone témoin de Langolen 1955
II = Zone témoin de Scrignac 1957.

Précisons les conditions de ces deux essais marqués (a) et (b) :

Il s'agissait de Betteraves « *Pajberg Rex* », semées sur défriches d'herbages, avec fumure importante : à l'hectare 50-60 tonnes de fumier. — 90 unités d'acide phosphorique, 90 unités de potasse et 30 unités d'Azote.

Si les rendements moyens observés dans les essais de Betteraves à haute teneur en matière sèche sont généralement inférieures, ceux-ci atteignent cependant plus de 10 à 13.000 U. F., en comptant les feuilles et collets, et pourraient atteindre 20.000 U. F. dans de bonnes conditions, c'est-à-dire en années pluvieuses avec une fertilisation importante.

Malgré les besoins de main-d'œuvre assez élevés qu'elle nécessite, la betterave Danoise est une culture à retenir en raison des rendements que l'on en peut attendre.

Le Panais.

Le Panais (*Pastinaca sativa*) est d'introduction ancienne dans le Léon (1838), où il était, il y a encore peu d'années, très cultivé pour la nourriture des chevaux.

Actuellement en régression, il se maintient dans la zone de la Pénéplaine Nord bordant la montagne d'Arrée : Commana, Pleyber-Christ, Sizun.

Le rendement atteint 40 tonnes à 20 p. 100 de matière sèche : remarquons que le Panais est un fourrage plus équilibré que la betterave pour la vache laitière (voir tableau XIII), il semble plus riche en protéines et en phosphore.

On peut toutefois, lui reprocher sa difficulté d'arrachage, que nous avons vu résolu en partie par le mélange Panais-Betterave danoise, chez un exploitant de Sizun : en arrachant les betteraves, l'on détasse la terre autour des racines du Panais ; de plus, la présence de ce dernier améliore la qualité fourragère de la récolte.

Les Choux.

De nombreux essais ont mis en évidence l'intérêt des Choux en semis direct, de juin à août ; à la dose de 2 à 4 kg/ha, pour le pâturage l'hiver sur pied.

Le Chou moëllier est la variété la plus répandue : 40 à 100 tonnes de matière verte à l'hectare.

Toutefois, le choix de variétés résistantes au froid devrait s'imposer dans les régions de l'intérieur, notamment dans la Montagne d'Arrée, où les gelées, sans être très importantes, surviennent très irrégulièrement et souvent assez tôt (novembre), atteignant avant le mois de janvier — 6 à — 10°C.

Rutabagas.

Cultivés surtout dans les Pénéplaines Nord et Sud, les Rutabagas ont la réputation d'une plus grande résistance à la sècheresse que la betterave.

Cette opinion est contredite par les observations faites à Langolen par J. Golven en 1955, année particulièrement sèche, où les Betteraves Danoises ont nettement surclassé les Rutabagas.

Grains.

L'on peut évidemment inscrire les céréales au chapitre « Fourrages », puisqu'elles sont de plus en plus utilisées pour l'alimentation animale.

La culture de l'orge se répand rapidement, et des rendements dépassant 40 ou même 50 Qx/ha ont été fréquemment observés.

L'avoine se maintient : si dans la Pénéplaine Sud, les carences en manganèse résultant du surchaulage des terres sont nombreuses et handicapent cette céréale, l'on atteint couramment 20 à 30 Qx-/Ha dans la Pénéplaine nord, jusqu'à 40 Qx avec la variété « Avoine Noire de Moyencourt ».

Le Mais grain est fort peu répandu.

Les Fèveroles sont de plus en plus abandonnées, en raison de l'irrégularité de leur production et surtout des difficultés de récolte et de battage.

Elles produisent généralement plus de feuilles que de grains atteignant parfois plus de 2 mètres. D'autre part, leur fourrage est peu apprécié en vert et difficile à ensiler.

Fourrages divers.

Les mélanges Vesces-Avoine, Avoine-Pois, le Colza fourrager, la la Navette, Maïs fourrage sont cultivés ça et là.

Dans les régions maraichères, l'on utilise les feuilles de Choux-fleurs et les feuilles d'Artichauts, les premières convenant bien aux vaches laitières, les secondes aux bovins moins exigeants en protéines.

Les fanes de petits pois, de Haricots verts, riches de protéines, sont très utilisées. Ces derniers sont parfois pâturés sur pied après les dernières récoltes de gousses.

Il faudrait mentionner aussi le Sarrazin, de moins en moins cultivé pour le grain, mais parfois pour le fourrage vert en semis de défriches de landes : le rendement est toutefois assez faible.

— Enfin, le Topinambour, très peu connu, mériterait des essais en sols légers, sablonneux, c'est-à-dire sur les sables et les sols granitiques.

II. — AMÉLIORATIONS ZOOTECHNIQUES

Nous avons passé en revue les possibilités des diverses cultures fourragères, en constatant que l'accroissement très rapide de la production végétale ne pose aucune difficulté notable.

Mais produire davantage de fourrages ne suffit pas si ceux-ci ne sont pas valorisés par des améliorations zootechniques parallèles : accroissement du cheptel, accroissement de la productivité par unité de bétail.

Une alimentation correcte des troupeaux actuels, grâce à des ressources fourragères accrues, régulièrement réparties dans l'année, constitue un premier objectif.

Les performances laitières des races bovines locales — Armoricaine, Bretonne Pie Noire — ne dépassent guère 1.500 à 2 000 litres par an, en moyenne.

Quelques étables « armoricaines » du littoral Nord atteignent cependant 4 000 à 5 000 litres de moyenne, sans doute grâce à la sélection, mais aussi grâce à une alimentation soignée.

Il est vain de parler de sélection zootechnique tant que les troupeaux existants n'auront point été testés dans leurs possibilités génétiques par une alimentation abondante et régulière.

Il n'est pas exagéré de dire que le bétail est généralement considéré comme « un mal nécessaire » : si le cheptel est important, il est surtout nourri avec les ressources du moment et élevé « pour le fumier ».

La période de stabulation atteint souvent 4 à 6 mois, durant lesquels les bovins confinés dans des étables sombres et malsaines, sont nourris au foin et aux Betteraves.

Parfois les Betteraves constituent l'essentiel de la ration, au point que les animaux reçoivent les Unités Fourragères nécessaires, avec une quantité de protéines digestibles qui suffit à peine aux besoins d'entretien.

Quelques troupeaux consomment cependant un complément de fourrage vert, fauché journellement par l'exploitant sur des Ray Grass d'Italie ou des prairies naturelles (Montagne d'Arrée).

Les rations, généralement déséquilibrées, sont parfois insuffisantes et, ainsi que le fait remarquer F. Morvan : « En hiver, dans certaines étables les vaches sont littéralement rationnées, et, quand on y entre, appellent pour demander de la nourriture » (2).

D'avril en octobre, les troupeaux disposent, soit de pacages assez maigres, soit souvent de prairies temporaires, qui, en raison du surpâturage, se dégradent rapidement, avec prédominance du Trèfle blanc, puis des plantes en rosettes, étalées (*Hieracium Pilosella- Leontodon sp.*) et de graminées naines (*Agrostis tenuis-Festuca ovina*).

L'éleveur en est souvent réduit à un double travail : faucher journellement un complément de fourrage sur des Trèfles violets, Luzernes, Choux... et rentrer tous les jours le troupeau à l'étable, à partir de parcs parfois éloignés en raison de la dispersion des parcelles.

Dans la majorité des cas, l'on estime que les bovins ne consomment à suffisance que deux mois par an, en mai et en juin.

Le remède est simple : allongement de la période de pâturage, soit sur les prairies naturelles les meilleures, soit sur les prairies temporaires. Il est en effet illogique de voir de bonnes pousses d'herbe se perdre en hiver, tandis que le bétail crie famine.

Grâce à l'élevage en plein air et à l'adoption de prairies temporaires, non seulement l'on peut observer la disparition de la plupart des accidents imputables à la sous-alimentation ou à des carences minérales, mais aussi l'adaptation sans difficultés de races bovines dites « exigeantes » : Normande-Frisonne Française Pie-Noire, Maine-Anjou (Loguivy-Plougras, Lohuec-Lopérec, Plougonven, Saint-Derrien, Scaër, Gouézec...)

Pourquoi ces réussites, alors que l'on avait prétendu l'échec certain de l'introduction de bovins exigeants, en raison d'une soi-disant pauvreté des sols, qui aurait entraîné ces carences minérales dans les fourrages ?

L'objection la plus fréquemment soulevée est celle d'une carence des fourrages en calcium et en phosphore.

Photo 11. — Vache laitière Normande sur dactyle : Loguivy-Plougras. Août 1957.

C'est pourquoi nous avons pensé qu'il était utile de rassembler quelques données sur la composition de quelques fourrages du département.

Dans le tableau XIV, nous donnons quelques résultats d'analyses fourragères de foins de fourrages verts, de racines.

Pour le calcium et le phosphore, nous prendrons les normes données, soit par JARRIGE (au moins 3 g de calcium par Kg de matière sèche du fourrage), soit par COLEOU, normes qui sont de 6,5 à 7,7 g de calcium par Unité fourragère et 4,5 à 5,5 g de P. par U. F. de la ration, ceci pour des vaches laitières, c'est-à-dire les animaux les plus exigeants.

Nous pouvons constater les faits suivants :

Les mauvais foins, qui, d'après JARRIGE (15-16), auraient une digestibilité moyenne de l'ordre de 0,5 U. F. au kilog de matière sèche, apportent de 7,4 à 17,6 g de Ca par U. F. dose nettement suffisante (analyses 1 à 13 du tableau XIII).

Seuls l'échantillon n° 20, un Ray Grass d'Italie au stade pâture, très

TABLEAU XIV. — *Analyses fourragères.*

	Nos	Matière sèche	Composition en % de la matière sèche									
			Mat. azotées totales (N × 6,25)	Cellulose brute	Insoluble formique	Cendres	SiO_2 et insoluble aux acides	Ca	Mg	K	Na	P
Foins de prairies naturelles												
Scrignac nº 1	1	87,9	8,0	32,0	38,8	5,1	1,27	0,39	0,27	0,60	0,32	0,161
— nº 2	2	88,5	7,6	—	38,9	6,5	1,07	0,49	0,28	0,52	0,52	0,238
— nº 3	3	89,6	8,6	29,5	34,9	5,6	0,59	0,45	0,19	0,87	0,31	0,209
— nº 4	4	90,5	7,6	—	36,5	6,3	1,67	0,46	0,20	0,80	0,35	0,185
— nº 5	5	89,5	7,3	26,8	32,1	5,8	1,13	0,60	0,22	0,67	0,32	0,129
— nº 6	6	90,0	7,8	—	38,1	6,5	1,02	0,66	0,21	1,21	0,06	0,156
— nº 7	7	87,2	7,1	30,4	37,8	5,6	1,51	0,72	0,26	0,56	0,42	0,120
— nº 8	8	86,7	7,3	—	41,4	6,5	1,23	0,37	0,20	1,26	0,25	0,134
— nº 9	9	86,7	7,6	29,8	39,7	8,3	2,71	0,88	0,44	0,40	0,47	0,267
Loguivy-Plougras	10	77,8	9,1	—	37,8	6,0	1,34	0,69	0,25	0,67	0,52	0,175
* Landivisiau	11	83,8	8,1	30,5	—	9,5		0,47				0,387
* Le Tréhou	12	—	6,5	29,7	—	7,2		0,54	0,60			0,230
* La Martyre	13	—	6,7	35,2	—	4,3		0,43		0,48		0,400
Foins de prairies artificielles ou temporaires												
* Ray-grass d'Italie-Trèfle violet (Loguivy-Plougras)	14	73,3	11,5	—	58,6	6,7	0,69	1,13	0,34	1,15	0,05	0,221
* Ray-grass d'Italie-Trèfle violet (Landivisiau)	15	—	11,7	31,0	—			1,02	0,70	0,58		0,290
* Ray-grass d'Italie (La Martyre)	16	—	7,7	31,2	—	5,1		0,69	0,30	1,48		0,330
* Ray-grass d'Italie (Landivisiau)	17	88,6	4,7	30,0	—	5,1		0,47				0,373
Luzerne (Pouvorn)	18	88,0	16,6	28,8	40,2	8,0	0,43	1,60	0,20	1,66	0,08	0,237
Luzerne (Plouvorn) feuilles		—	20,7	21,1	32,1	9,1	0,58	1,93	0,35	1,75	0,08	0,276
Luzerne (Plouvorn) tiges		—	9,4	42,5	54,4	6,1	0,17	1,03	0,15	1,50	0,08	0,167
Fétuque des prés (Bourg Blanc)	19	80,2	12,6	—	41,0	11,1	3,77	0,55	0,23	2,60	0,08	0,243

TABLEAU XIV *(suite)*.

	Nos	Matière sèche	Composition en % de la matière sèche									
			Mat. azotées totales (N × 6,25)	Cellulose brute	Insoluble formique	Cendres	SiO_2 et insoluble aux acides	Ca	Mg	K	Na	P
Fourrages verts												
Ray-grass d'Italie — (Plouvorn)	20	10,9	24,9	26,1	31,7	17,0	3,36	0,36	0,25	4,10	0,15	0,638
Ray-grass anglais « Rvp Melle » pâture (Loguivy-Plougras)	21	19,7	15,2	—	34,9	12,2	2,63	0,70	0,25	2,81	0,12	0,462
Fétuque des prés (Loguivy-Plougras)	22	29,0	13,6	—	37,5	11,9	5,79	0,47	0,35	1,22	0,48	0,351
Dactyle « Trifolium II » (Loguivy-Plougras)	23	25,3	23,5	—	35,8	13,7	2,33	0,72	0,21	2,87	0,16	0,427
* Dactyle spontané (Plougonven)	24	19,6	24,0	22,9	—	12,4		0,53				0,437
Herbe de pré-non fertilisé (Loguivy-Plougras)	25	34,7	15,9	—	35,3	8,4	3,23	0,73	0,37	0,57	0,24	0,461
Herbe de pré-fertilisé (Loguivy-Plougras)	26	33,3	9,3	—	37,6	10,9	5,06	0,84	0,28	1,14	0,24	0,282
* Herbe de pré à *Holcus lanatus* (Plougonven)	27	14,2	20,6	21,1	—	12,0		0,61				0,496
* Herbe de pré à Houque et Flouve (Commana)	28	13,6	20,4	20,6	—	7,6		0,31	0,13	2,82		0,377
Herbe de pré à Houque et Flouve (Loguivy-Plougras)	29	23,7	17,4	—	36,1	11,4	5,00	0,59	0,22	1,77	0,20	0,361
Choux 1/2 moëlliers (Ploudiry)	30	13,3	19,6	17,6	25,2	12,3	2,13	0,95	0,29	2,28	0,49	0,391
Feuilles de choux-fleurs (Plouvorn)	31	12,0	21,0	—	—	13,9	0,50	2,05	0,44	4,00	0,23	0,454
Feuilles d'artichauts (Plouvorn)	32	8,5	20,5	19,2	39,1	22,9	7,90	1,35	0,41	3,06	0,73	0,314
Feuilles d'artichauts (Plouvorn)	32 *bis*	9,7	23,4	14,9	35,4	14,5	0,35	1,32	0,41	4,03	0,20	0,289
Racines												
Panais (Sizun)	33	16,5	11,0	8,3	11,6	9,3	2,64	0,39	0,19	1,90	0,02	0,402
Betteraves Péragis (Landivisiau)	34	9,3	8,4	6,9	13,0	14,4						
» Pajberg Rex T (Landivisiau)	35	17,1	6,4	5,0	8,7	7,7						
» Gul Ø tofte (Landivisiau)	36	12,0	7,9	5,9	10,2	9,3						
» Rod Ø tofte (Landivisiau)	37	15,4	7,1	5,4	9,6	6,8	1,39	0,75	0,19	1,58	0,33	0,23
Landes (litières)			N %									
Pteridium Aquilinum	38	36,0	1,61		44,7	5,9	1,17	0,45	0,18	0,63	0,37	0,092
Ulex Gallii	39	33,5	1,19		54,1	2,3	0,22	0,19	0,12	0,40	0,15	0,092
Molinia caerulea	40	33,5	1,48		42,4	2,8	0,77	0,20	0,12	0,51	0,10	0,064
Agrostis setacea	41	50,5	1,06		43,9	4,1	0,52	0,17	0,09	0,34	0,06	0,062
Calluna vulgaris	42	41,0	1,04		47,1	2,3	0,51	0,24	0,14	0,40	0,16	0,055
Erica ciliaris	43	33,5	0,98		62,1	2,9	0,37	0,39	0,18	0,21	0,12	0,051
Erica cinerea	44	40,0	1,04		54,8	2,3	0,21	0,49	0,18	0,36	0,08	0,032
Goëmon (Kerlouan)	45	51,4	1,59		28	2	4,50	2,64	1,15	5,15	5,49	0,297

* Analyses de la Maison de l'Élevage, Bernay (Eure). Chiffres communiqués par MM. CORBEL et GOLVEN, conseillers agricoles.

Tableau XIV *(suite)*.

Foins.

N° 1. — Lannouédic, en Scrignac : foin de pré, fauche en mi-juin. *Composition : Festuca ovina*$^{++}$, *Carex leporina*$^{+}$, *Holcus lanatus*$^{+++}$ (égrénée), *Agrostis canina*, *Poa trivialis* (égréné), *Plantago lanceolata*, *Anthoxanthum odoratum*...

N° 2. — Lannocédic, en Surignac : foin de pré fauché en mi-juin. *Composition : Anthoxanthum odoratum*$^{++}$ (égrénée), *Cynosurus cristatus*$^{+}$, *Holcus lanatus*$^{+}$ (égrénée), *Plantago lanceolata*, *Agrostis canina* (floraison), *Carex leporina*, *Danthonia decumbens*, *Trifolium pratense*, *Hypnum* sp.

N° 3. — Scrignac : foin de pré. Fumure : mars 1957, 300 kg/ha de 6-10-10, fauché fin mai dans de bonnes conditions. *Composition : Bromus mollis*$^{+}$ (égrénée), *Holcus lanatus*$^{++}$ (égrénée), *Poa trivialis* (floraison), *Bromus racemosus*, *Trifolium repens*$^{+}$, *Anthoxanthum odoratum* (égrénée).

N° 4. — Scrignac : foin de pré, irrigué l'hiver durant 3 mois, fumure : 600 kg/ha de scories et 80 kg/h de chlorure de potasse en décembre 1956, fauche en herbe fin mars, foin récolté en mi-juin, rentré dans de bonnes conditions. *Composition : Anthoxanthum odoratum*$^{++}$ (égrénée), *Festuca ovina*$^{++}$, *Holcus lanatus*, *Agrostis canina*, *Cynosurus cristatus*, *Trifolium pratense*, *Tr. repens*, *Cirsium Anglicum*, *Plantago lanceolata*, *Juncus effusus*, *Filipendula Ulmaria*.

N° 5. — Scrignac : foin de pré, irrigué l'hiver, peu fertilisé, fauché mi-juin. *Composition : Festuca ovina*$^{+++}$, *Anthoxanthum odoratum*$^{++}$ (égrénée), *Holcus lanatus*$^{+}$ (égrénée), *Luzula campestris*, *Scorzonera nigra*, *Cirsium Anglicum*, *Molinia caerulea*, *Carex panicea*...

N° 6. — Scrignac : foin de Ray-Grass d'Italie — Trèfle violet, fauché vers le 10 juin, rentré après 5 jours (un jour de pluie).

N° 7. — Scrignac : foin de prairie naturelle : Pré pâturé au printemps et fauché le 27 juin, foin rentré le 1er juillet dans de bonnes conditions. *Composition : Cynosurus cristatus*$^{+++}$ (fin floraison), *Holcus lanatus*$^{+}$ (égrénée), *Poa trivialis*$^{+}$, *Anthoxanthum odoratum* (égrénée), *Agrostis tenuis*$^{+}$ (début épiaison), *Agrostis canina*$^{++}$ (floraison), *Plantago lanceolata*, *Trifolium repens*, *Carum verticillatum*, *Juncus effusus*, *Cirsium Anglicum*, *Hypnum* sp...

N° 8. — Bolazec : foin de pré, sol tourbeux, inondé l'hiver. Fumure : 500 kg/ha de scories en juillet 1956. Pré fauché en mars 1957, foin récolté le 25 juin, en bonnes conditions météorologiques. *Composition :* foin pailleux avec *Anthoxanthum odoratum*$^{+}$ (égrénée), *Holcus lanatus*$^{+++}$ (égrénée), *Plantago lanceolata*$^{+}$, *Cynosurus cristatus*$^{+}$, *Agrostis canina*, *Dactylis glomerata* (traces), *Trifolium pratense*, *Juncus lamprocarpus*...

N° 9. — Bolazec : foin de pré, bords de l'Aulne, sol tourbeux, inondé l'hiver durant 6 semaines. Fumure : 500 kg/ha de scories en mars 1957, fauche en herbe en mars, coupé à foin en fin-juin. Fourrage rentré après 8 jours (une averse). *Composition : Holcus lanatus*$^{+++}$ (égrénée), *Poa trivialis*$^{++}$, *Anthoxanthum odoratum*$^{+}$, *Cynosurus cristatus*, *Ranunculus acer*, *Filipendula Ulmaria*, *Juncus lamprocarpus*$^{+}$... foin pailleux, jaunâtre.

N° 10. — Loguivy-Plougras. *Composition : Anthoxanthum odoratum*$^{+}$ (égrénée), *Holcus lanatus*$^{+++}$ (floraison), *Cynosurus cristatus*, *Agrostis canina*...

N° 11. — Landivisiau, foin de prairie à *Holcus lanatus* dominante, fauché en bonnes conditions.

N° 12. — Le Tréhou : foin de pré à *Holcus lanatus*.

N° 13. — La Martyre : foin de pré à *Poa trivialis*, *Holcus lanatus*, *Cynosurus cristatus*, *Juncus lamprocarpus*... Fauche pleine floraison, foin rentré après 8-9 jours de pluie.

Foins de prairies artificielles et temporaires.

N° 14. — Loguivy-Plougras : foin de Ray-grass d'Italie-Trèfle violet, récolte tardive, foin pailleux, brun, folioles du Trèfle perdues.

N° 18. — Plouvorn : foin de luzerne 1ère coupe, début floraison (1957).

N° 19. — Bourg-Blanc : foin de Fétuque des prés. Prairie temporaire semée le 23 avril 1956. Foin récolté fin juin, dans de bonnes conditions (entièrement feuillu, hauteur moyenne 45-50 cm). Sol tourbeux, à pH 5 environ (végétation naturelle témoin : *Anthoxanthum odoratum*$^{++}$, *Agrostis canina*$^{+}$, *Danthonia decumbens*$^{+}$, *Festuca ovina*$^{+}$, *Lotus uliginosus*, *Trifolium pratense*, *Potentilla Tormentilla*$^{+}$, *Rhinanthus minor*, *Juncus lamprocarpus*$^{+}$...)

Fourrages verts.

N° 20. — Plouvorn : Ray-grass d'Italie, entièrement feuillu (25 cm). Septembre 1956, très fertilisé.

N° 21. — Loguivy-Plougras : Ray-grass anglais « *Rvp Melle pâture* », octobre 1957, entièrement feuillu (30 cm).

N° 22. — Loguivy-Plougras : Fétuque des prés, octobre 1957, entièrement feuillue (35 cm).

N° 23. — Loguivy-Plougras : Dactyle « *Trifolium II* », octobre 1957, entièrement feuillu (40 cm).

N° 24. — Plougonven : Dactyle spontané, feuillu (20 cm) coupé en avril.

N° 25 et 26. — Loguivy-Plougras : Herbe de prairie naturelle, tourbeuse (70 cm de tourbe) (analyse botanique 52), *Molinia caerulea*, *Carex* sp., *Plantago lanceolata*, *Festuca ovina*$^{++}$, *Ranunculus acer*...
Fertilisation surtout potassique et azotée.
Date : octobre 1957.

N° 27. — Plougonven : Herbe de prairie naturelle à *Holcus lanatus*, feuillue (pâturage), printemps.

N° 28. — Commana : Herbe de pré à Houque et Flouve, feuillue (15 cm) printemps.
N° 29. — Loguivy-Plougras : Herbe de pré à Houque, Flouve, Pâturin commun, Trèfle blanc (15 cm) octobre 1957.
N° 31. — Plouvorn : feuilles de Choux-fleurs, mars 1957.
N° 32. — Plouvorn : feuilles d'Artichauts (feuilles des rosettes), hiver 1956-1957.
N° 32 *bis*. — Plouvorn : feuilles d'Artichauts (feuilles des tiges), septembre 1957.

Racines.

N° 33 à 37. — Panais, Betteraves, Année 1956.

Lande.

N° 38 à 44. — Échantillons prélevés à Corncam, en Botmeur, 1er septembre 1957.
Ulex Gallii (floraison), repousse de 2 ans.
Molinia caerulea (floraison).
Agrostis setacea : sec et égréné.
Calluna et *Erica* sp. : plantes de 2 ans.

Goëmon.

N° 45. — Région de Kerlouan. Utilisation pour fumure et amendements.
Carbonates (en CO_3Ca) : 3,5 p. 100 M. S., Chlorures (exprimés en Cl-Na) : 14,7 p. 100.

fertilisé et un Panais (analyse n° 33) manquent de calcium. Par contre, ce Ray grass d'Italie est exceptionnellement riche en phosphore.

Il s'agit d'un Ray grass d'Italie semé en fin d'été, récolté en septembre au stade feuillu.

Les foins plus ou moins mal récoltés manquent de phosphore, dont la teneur tombe à 2,4 g/U. F. dans les moins riches.

Il est certains par ailleurs que leur faible digestibilité, résultant de leur lignification relative en raison de la coupe trop tardive est un facteur limitant de l'alimentation aussi important que l'est le manque de certaines substances minérales.

Si l'apport de Betteraves durant la période de stabulation se justifie par l'amélioration de la digestibilité globale de la ration, il ne compense pas le manque de phosphore d'un foin mal récolté : la Betterave apporte environ 2,6 g de P. par U. F., guère davantage que de mauvais foins.

La Betterave ne peut en outre compenser la faible teneur en protéines des foins mal récoltés, du moins pour les vaches laitières.

D'après les analyses que nous avons pu faire, l'herbe des prairies temporaires au stade feuillu qui convient à la pâture, ou même l'herbe des prairies permanentes, fussent-elles sur terres acides, les Choux fourragers, semblent bien pourvus en protéines, en calcium et en phosphore, tandis que les foins mal récoltés, pailleux, les foins de Ray grass d'Italie rentrés trop tardivement manquent de protéines, souvent de phosphore.

Ainsi s'expliquent très bien les réussites d'introduction de bovins exigeants, par la possibilité de pâturage d'herbe de qualité, bien feuillue, une période de stabulation réduite au minimum, qui écarte des risques de carences en Vitamines A. et D.

L'amélioration zootechnique ne suppose pas seulement l'intensifica-

tion fourragère, la sélection des troupeaux ou l'introduction de races plus productives, mais aussi le choix d'une orientation de l'élevage.

Il ne nous appartient pas de définir quelle pourrait être cette orientation.

Signalons cependant que les méthodes de mise à l'herbe précoce des veaux, préconisés notamment en France par COLEOU et JARRIGE (17) ont été appliquées dans plusieurs élevages de la pénéplaine Nord, notamment sur des bovins de race Normande.

L'économie de lait entier dans l'élevage du veau est primordiale pour l'éleveur qui veut accroître son élevage, tout en vendant le beurre et en consacrant une grande partie du lait écrémé à la nourriture des porcs.

D'autres essais encore peu nombreux ont porté sur l'embouche.

III. — PROBLÈMES ÉCONOMIQUES

Nous ne pouvons envisager tous les aspects des problèmes économiques que pose l'intensification fourragère ; mais il nous faut insister sur un fait important : la situation économique actuelle est surtout marquée par un gaspillage considérable du travail, signalent CHOMBART de LAUWE et MORVAN (2) pour des exploitations du Bassin de Châteaulin.

En dehors des autres problèmes économiques qui peuvent se poser, l'amélioration technique doit conduire à une augmentation de la productivité, c'est-à-dire à un travail moindre pour une production accrue.

Ces économies d'heures de travail semblent surtout nécessaires à l'heure actuelle pour l'élevage bovin, car l'exploitant, tout en désirant accroître son cheptel en le nourrissant mieux, veut aussi maintenir ses plantes sarclées « nobles » dont la rentabilité lui semble bien démontrée (Pomme de terre de semence, petits pois, Haricots).

Cette économie peut correspondre par exemple à une culture de Betteraves danoises, qui, à travail égal de démariage et de binages, produisent davantage que les Betteraves fourragères, pour de moindres frais de transports à la ferme.

L'adoption de la prairie temporaire bien exploitée devrait aussi permettre de réaliser de grandes économies, par :

1° La suppression des plantes sarclées destinées aux bovins, sauf du Chou, très intéressant pour le pâturage d'hiver,

2° la supresssion du travail de fauche journalière du fourrage sur les Trèfles et Luzernes,

3° la diminution des surfaces destinées au foin, puisque les réserves pour un ou deux mois suffiront généralement (au lieu de 4 à 6 mois),

4° L'abandon de nombre de fourrages annuels, soit peu productifs (Noha-Trèfle d'Alexandrie, Navette), soit exigeants en travail de récolte (Maïs, Vesce-Avoine), car la prairie temporaire produit souvent davantage,

5° l'abandon partiel des cultures pures de légumineuses, inutiles puisque l'herbe pâturée, à dominance de graminées, contient suffisamment de protéines,

6° La suppression ou une consommation moindre d'aliments concentrés, forme coûteuse d'Unité fourragère,

7° Enfin, une diminution des frais d'élevage, en raison d'une alimentation suffisante, tant en quantité et qu'en qualité, à des conditions de vie plus hygiéniques et à une santé meilleure des animaux.

L'on constate généralement, quand la prairie temporaire est utilisée, une simplification des assolements.

En premier lieu, l'exploitant abandonne les cultures fourragères jugées par lui trop exigeantes en travail.

Ainsi, malgré la réussite en 1956 d'un Maïs fourrage, estimé par lui à 100 tonnes de matière verte à l'hectare, un exploitant de Plouzévédé (Pénéplaine Nord) en raison des grosses difficultés de récolte de ce fourrage (hauteur : 3 mètres), l'a abandonné en 1957 au profit du Ray Grass d'Italie, susceptible de fournir annuellement autant d'Unités Fourragères, à bien moindres frais.

Quand le Ray grass d'Italie est utilisé en pâturage d'hiver et de printemps, la Vesce-Avoine, qu'il est souvent nécessaire d'ensiler est abandonnéepour les mêmes raisons.

Sous un climat où les hivers permettent en général la croissance active des graminées, l'élevage d'hiver, soit pour le lait, soit pour l'embouche, semble recommandé : l'on peut pâturer les Dactyles jusqu'au début du mois de janvier, les Ray grass d'Italie durant tout l'hiver, en année normale, en comptant sur des Choux résistants au froid ou sans doute des pousses hivernales de Fétuque élevée pour parer à l'imprévu.

Si nous ajoutons les réserves de foin ou d'ensilage d'herbe du printemps ou de l'automne précédent, et des betteraves, nous pouvons dire qu'il est possible de disposer de plus de fourrages en hiver qu'en été.

Le cas a pu être observé au cours de l'hiver 1956-1957 à Plouvorn où un exploitant n'a pu consommer entièrement un ensilage de Ray grass d'Italie-Trèfle incarnat en raison du pâturage d'hiver abondant sur les Ray grass d'Italie semés en culture dérobée.

CONCLUSIONS

Nous avons essayé, dans cette étude, d'analyser quelques éléments qui interviennent dans les problèmes posés par l'intensification fourragère, dans le cadre des régions naturelles agricoles du département du Finistère.

Les herbages naturels, généralement assez dégradés, peuvent se classer en cinq groupes principaux :

— Prés fauchés, généralement irrigués, à *Holcus lanatus, Anthoxanthum odoratum, Trifolium pratense, Plantago lanceolata.*

— Prés irrigués, plus dégradés à *Agrostis canina subsp. fascicularis, Holcus lanatus, Juncus sp.*

— Associations des prés tourbeux à *Danthonia decumbens, Festuca ovina* et parfois *Nardus stricta.*

— Pâtures à dominance d'*Agrostis tenuis, Trifolium repens* (surpâturage).

— Herbages mieux exploitées à *Agrostis tenuis, Lolium perenne...*

L'on rencontre de nombreuses variantes de ces types de végétation et les analyses botaniques réalisées dans les diverses régions précisent les groupes d'espèces qui semblent les plus caractéristiques des situations locales.

Les analyses de terre des herbages étudiés contribuent à une connaissance plus détaillée des conditions du milieu, bien que les résultats ne semblent pas toujours en corrélation avec les compositions botaniques observées.

L'état de dégradation plus ou moins marqué d'un gazon paraît surtout dépendre des conditions d'exploitation de la prairie : les meilleures espèces de graminées peuvent en particulier se rencontrer sur des sols de pH très variables.

Le Dactyle et surtout le Ray Grass anglais ne sont guère affectés par l'acidité du sol, jusqu'à pH 5,4 (relevés nº 8-9-16-17-29-32).

Mais l'importance de ces herbages naturels est assez faible (11,2 p. 100 de prés, 22 p. 100 de landes et pâtis, dont très peu sont exploités), l'étude de ceux-ci permet surtout de préciser les conditions écologiques : sol-climat-exploitation.

Insistons sur la diversité des climats locaux, depuis les conditions « subméditéranéennes » des régions littorales, où la sècheresse estivale est très marquée, jusqu'aux conditions typiquement « Océaniques » ou « Atlantiques » des géographes, avec une pluviosité qui s'accroît au voisinage de la Montagne d'Arrée ou de la Montagne Noire.

Notons les écarts entre les précipitations moyennes annuelles, de 557 mm à la Pointe de Raz — climat littoral — jusqu'à 1 449 mm à Brennilis (Montagne d'Arrée).

A cette diversité climatique s'ajoute la variété des types de sols, tant du point de vue géologique que pédologique.

Quelques observations que nous avons pu recueillir posent quelques problèmes agronomiques et pédologiques.

En effet, sur plusieurs défriches directes, soit de landes et de bruyères (Podzols, Podzols humiques), soit de prés plus ou moins tourbeux (Gleys, Gleys humiques ou Gleys Podzoliques), et grâce à une fumure appropriée, l'on a pu réussir parfaitement des cultures réputées exi-

geantes : Ray grass d'Italie, Ray grass anglais, Choux fourragers, Betteraves, Dactyle.

Ces résultats semblent indiquer que le profil pédologique n'aurait que peu d'influence sur la « fertilité » d'un sol pour les plantes fourragères.

Des études plus approfondies mériteraient l'attention des pédologues.

Nous pouvons toutefois émettre quelques hypothèses :

En climat régulièrement pluvieux, un sol, même relativement inerte, et à faible pouvoir d'échange, peut, grâce à une fertilisation intensive, porter de belles récoltes.

Une tourbe du type « Mor », humus brut, pourrait être réactivée par intensification de la vie microbienne (fumier-purin), alimentée au départ, soit par un engrais vert, soit par des racines de graminées de prairies temporaires... c'est-à-dire par des matières organiques peu évoluées, à rapport C/N faible, signale POCHON (18).

Ces défriches posent parfois des problèmes de carences en oligo-éléments, cuivre, manganèse, bien étudiés par M. COPPENET : si les graminées fourragères, les Choux paraissent peu sensibles à ces carences, nous ignorons l'incidence de ces dernières sur les teneurs en manganèse, et cuivre des fourrages et leurs répercussions possibles sur l'état de santé du bétail.

Il est vrai que le remède préventif est facile : pierres à lécher, compléments minéraux avec traces de cuivre, de manganèse, cobalt... peu coûteux.

Bien des terres actuellement en friches, mais labourables, conviendraient bien souvent à la prairie temporaire, plus qu'au reboisement, aléatoire en de nombreuses situations en raison de la violence des vents, et de la faible épaisseur de la couche arable : le choix entre ces deux formes de mise en valeur dépend surtout de la situation des parcelles par rapport à l'exploitation et de la possibilité des labours.

Pour l'agriculture, nettement orientée ici vers l'élevage, les herbages naturels comptent peu, tandis que les cultures fourragères sarclées, les prairies artificielles et temporaires tiennent la plus grande place.

C'est pourquoi nous avons essayé de préciser le comportement des principales espèces fourragères, au nombre desquelles les Choux fourragers, les Betteraves à haute teneur en matière sèche, le Ray grass d'Italie, le Dactyle, le Ray grass anglais, la Luzerne, le Trèfle violet et sans doute la Fétuque élevée paraissent les plus intéressantes.

Nous avons essayé de chiffrer les rendements atteints en bonnes conditions : 8 000 à 10 000 Unités fourragères à l'hectare en prairie temporaire ; 10 000 à 15 000 pour des Betteraves danoises, estimations sommaires, pour des parcelles correctement fertilisées et exploitées, et sous une pluviométrie avoisinant 1 mètre par an.

Des rendements supérieurs ont été atteints en zones pluvieuses ou certaines années favorables (Trévarez, Scrignac, Loguivy-Plougras),

mais l'on doit s'attendre à une productivité moindre dans les régions littorales relativement sèches ; à moins que la pousse hivernale ne puisse compenser le déficit d'été.

Nous avons rassemblé dans les tableaux quelques résultats d'observations sur les principales graminées de prairies temporaires.

Le Ray grass anglais ne convient qu'en situations très spéciales : pluviométrie importante ; sols argileux (schistes) ou tourbeux. Nous pouvons limiter son aire optima d'utilisation au Bassin de Chateaulin, à la Montagne d'Arrée et à la Montagne Noire, ainsi que la partie Sud de la Pénéplaine Nord.

Le Dactyle, parfaitement adapté à la plupart des situations, permet de mettre en valeur des arènes granitiques sèches et conviendrait sans

Photo 12. — Prairie temporaire de dactyle (variété S. 143).
École d'Agriculture du Nivot, en Lopérec. Août 1957.

doute aux défriches sur Podzols typiques, landes arides à *Calluna vulgaris, Erica cinerea*. La Fétuque élevée semble meilleure que la Fétuque des prés, par son pouvoir de compétition vis-à-vis des espèces des prairies humides (*Holcus lanatus Poa, trivialis*) et sa meilleure installation en situations sèches, en « terres de lande » argileuses (Gleys).

La Fléole enfin n'a donné satisfaction qu'en secteurs très arrosés : Montagne Noire et Montagne d'Arrée, Sud de la Pénéplaine Nord.

Signalons surtout le Ray Grass d'Italie, précieux par sa pousse d'hiver continue et son installation facile en toutes situations.

Si nous ajoutons les Choux fourragers pour la pâturage d'hiver, nous pouvons conclure que l'amélioration fourragère permet d'obtenir aisément une production importante, aussi bien l'hiver que l'été.

L'on a souvent accusé les fourrages ainsi obtenus d'être de mauvaise qualité, on leur reproche généralement de manquer soit de calcium, de

phosphore ou de protéines, en raison de la nature des terrains sur lesquels ils sont cultivés, terrains « pauvres ».

C'est pourquoi nous avons complété cette étude par diverses analyses fourragères.

L'on constate une teneur toujours suffisante en calcium (Normes Leroy-Coleou), sauf parfois en terres riches (Analyse nº 20, tableau XIV), sans doute en raison d'une croissance trop rapide de la plante.

La qualité de l'herbe ou du fourrage, considérée en tant que teneur en protéines et en phosphore, dépend avant tout du stade de végétation de la plante, des conditions de récolte, sans doute aussi de la fertilisation bien davantage que de la nature du terrain.

Ainsi les échantillons nº 19-25-26 (tableau XIV) correspondant à des fourrages obtenus sur terrains granulitiques ou granitiques, en pH acides, sont de bonne « qualité ».

L'herbe des prairies temporaires ou même de prairies naturelles assez dégradées mais prise feuillue, à un stade qui convient au pâturage, ne manque, ni de protéines, ni même de phosphore, même en sols à pH acides (analyses 27-28-29 du tableau XIV — pH de sol voisins de 5,1).

La bonne qualité des fourrages feuillus, et, en prairies temporaires, la possibilité de hauts rendements expliquent très bien les réussites observées de bovins dits « exigeants », à la seule condition que l'éleveur pratique le plein air et le pâturage presque toute l'année : les accidents de « décalcification », la tuberculose, sont très probablement favorisés par la stabulation prolongée et une alimentation déséquilibrée, à base de betteraves et de foin mal récolté.

Dans cette étude, nous avons seulement effleuré les problèmes économiques ; nous insistons surtout sur l'aspect technique du problème fourrager.

Toutefois, les simplifications des assolements, les économies d'heures de travail qui résultent de l'intensification fourragère, de l'introduction de la prairie temporaire pâturée,de l'allongement possible de la saison de pâturage devraient se répercuter sur l'économie des exploitations dans un sens favorable.

Nous pensons avoir contribué dans cette étude à la solution de quelques problèmes que posent, dans une région limitée, l'indispensable intensification fourragère, l'amélioration zootechnique et l'orientation économique.

Reçu pour la publication en décembre 1957.

RÉSUMÉ

Après l'examen des condtions physiques, climatiques et agronomiques des principales régions naturelles du département du Finistère, nous avons voulu préciser, d'après quelques observations et analyses, les modalités possibles de l'intensification fourragère.

Pour chaque région, des analyses botaniques d'herbages contribuent à une meilleure connaissance des milieux, mais indiquent aussi, par leur dégradation, des conditions défectueuses d'exploitation de la prairie.

Les essais entrepris pour leur amélioration concluent à la nécessité, dans la plupart des cas, de leur remplacement par la prairie temporaire.

Nous avons essayé d'indiquer, d'après divers essais visités, l'intérêt des principales espèces fourragères.

Nous avons donné enfin des précisions sur les améliorations zootechniques et économiques, liées au problème fourrager, et qui paraissent les plus logiques.

SUMMARY

Contribution to the ecological and grassland study in the natural regions of Finistère.

After studying the physical, climatic and agronomic conditions of the main natural regions of the department of Finistère, we would like to define, following some observations and analyses, the possible methods for grassland intensification.

For each region, botanical analyses of herbage help towards a better knowledge of the environments, but show also, by their degradation, that the pasture has been incorrectly managed. The trials undertaken for pasture-improvement lead, in most cases, to their necessary replacement by temporary pasture.

We have tried to show, according to various trials visited, the interest of the main forage species.

Finally, we have given precise details about the zootechnical and economical improvements, connected to the fodder problem, and which seem to be the most evident.

ZUSAMMENFASSUNG

Beitrag zur œcologischen und futterwirsschaftlchen Untersuchung der naturlichen gebirte des Finisteres (Bretagne).

Nach der Untersuchung der klimatischen und landwirtschaftlichen Bedingungen der wichtigsten nütarlichen Gebiete des Finistère-Departements hat der Autor versucht, auf Grund einiger Beobachtungen und Analysen, die möglichen Ausführungsarten der futterwirtschaftlichen Intensivierung näher zu bestimmen.

Botanische Analysen des Grünlandes in jedem Gebiet erlauben eine bessere Kenntnis der Umwelt zu gewinnen, geben aber auch an, bei Verschlechterung der Flora, welche Massnahmen getroffen werden müssen bei mangelhaften Wiesen.

Die unternommenen Verbesserungsversuche zeigen, dass in den meisten Fällen die Dauerwiese durch die Wechselweide ersetzt werden muss.

An Hand von Versuchen, wird das Interesse der Hauptfutterarten angedeutet.

Die tierzüchterischen und wirtschaftlichen Verbesserungen die mit der Futterfrage verbunden sind und am augenscheinlichsten scheinen, werden genauer angegeben.

РЕЗЮМЕ

Пополнение к экологическому и фуражному изучению природных районов департамента Финистэр.

М. КЕРГЕЛЕН. Станция селекции растений, Рэн.

После осмотра, физических, климатических и агрономических условий главных природных районов департамента Финистэр, мы хотели уточнить, пользуясь известными наблюдениями и анализами, возможные способы фуражнаго интенсирования.

Для каждаго района, ботанические анализы травостоя способствуют лучшему знанию условий среды и означают, его деградацией, условия использования плохих лугов.

Опыты, проведенные для их мелиораций, ведут к необходимости, в большинстве случаев, замещать их посевными лугами.

Мы пробовали означить, после посещения различных испытаний, интерес главных фуражных видов.

Мы хотели, так-же, дать уточнения относительно зоотехнических и экономических мелиораций, связанных с проблемой фуража и которые кажутся наиболее очевидными.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

(1) Bergeron (R.). — Amendements et engrais marins : leur emploi dans les régions côtières du Finistère. *B. T. I.*, nº 44, 613-622, 1949.

(2) Chombart de Lauwe (J.) et Morvan (F.). — Les *possibilités de la petite entreprise dans l'Agriculture française.* 150 p. Éditions S. A. D. E. P., Paris, 1954.

(3) Coppenet (M.). — En Bretagne, deux oligo-éléments d'importance. *B. T. I.*, nº 108, 155-163, 1956.

(4) X. — Compte rendu technique des travaux réalisés au Centre d'expérimentations de Trévarez. Syndicat pour l'Amélioration des prairies. Chambre d'Agriculture du Finistère, 1954 et 1956.

(5) De Vriès (D. M.). — Survey of Methods of Botanical Analysis of Grassland. 5e *Congr. Intern. Fourrages*, Pays-Bas, 22-26 juin, 153-143, 1949.

(6) De Martonne (E.). — *Géographie physique de la France.* vol. I. 404 p. Armand Colin. Paris, 1942.

(7) Fournier (P.). — *Les Quatre Flores de France.* Paul Lechevalier, édit. Paris, 1946.

(8) Klatzmann (J.). — *La localisation des cultures et des productions animales en France.* 477 p., Paris. Imprimerie Nationale, 1955.

(9) Letellier (L.). — L'Ajonc dans les Côtes du Nord. Sa culture et son utilisation pour l'alimentation du bétail. *B. T. I.*, nº 35, 751-756, 1948.

(10) Musset (R.). — *La Bretagne*, 215 p., Armand Colin, édit. Paris, 1937.

(11) « Nevez Amzer ». — Bulletin de liaison et d'information du groupement de productivité du Léon, 30 p., juillet 1957. nº spécial.

(12) Ogès (L.). — *L'Agriculture dans le Finistère au milieu du XIXe siècle.* 173 p. Libr. Ad. Le Gozaiou, Quimper.

(13) Riffault (M.). — Les ressources en amendements calcaires de la presqu'île bretonne. *C. E. L. I. B.*, nov. 1953.

(14) X. Rapports d'ensemble sur un Plan d'aménagement, de modernisation et d'équipement de la Bretagne (1954-1958). *Comité d'Etudes et de liaison des Intérêts bretons* (*C. E. L. I. B.*), nov. 1953.

(15) Fauconneau (G.) et Jarrige (R.). — Aspects physiologiques de l'utilisation intensive de l'herbe. *B. T. I.*, n° 115, 865-883, 1956.
(16) Fauconneau (G.) et Jarrige (R.). — Composition chimique et valeur nutritive de l'herbe. *B. T. I.*, n° 118, 173-214, 1957.
(17) Jarrige (R.) et Dumont (B. L.). — Quelques aspects techniques de la production du bœuf de boucherie. *B. T. I.*, n° 122, 463-483, 1957.
(18) Pochon (J.) et De barjac (H.). — *Traité de Microbiologie des Sols.* 685 p. Dunod, Paris, 1958.
(19) Robelin (M.), Coppenet (M.) et Helias (Mme M.). — Étude et cartographie des sols d'une commune des Côtes-du-Nord : Loguivy-Plougras. *Annales Agronomiques*, n° 3, mai-juin, 433-463, 1957.

QUELQUES RÉSULTATS CONCERNANT L'AMÉLIORATION DU TRÈFLE INCARNAT

PAR

J. PICARD (1)

Station d'amélioration des plantes, Dijon.

Légumineuse fourragère mineure occupant en France une surface bien inférieure (environ 200 000 ha) à celle qu'occupent luzerne et trèfle violet, le trèfle incarnat n'a pratiquement fait l'objet d'aucun travail méthodique de sélection. Son rythme de végétation assez particulier qui conduit à son utilisation en culture dérobée d'hiver, lui confère un intérêt certain, soit comme plante fourragère, soit comme engrais vert, intérêt d'autant plus grand à notre avis que la variété est plus précoce. C'est pourquoi nous avons essayé, à la suite d'un travail assez superficiel, de dégager quelques idées susceptibles de servir de base dans la pratique de la sélection.

I. — Mode de reproduction.

Les populations commerciales de trèfle incarnat, multipliées en général sans beaucoup de soins, présentent une certaine homogénéité. C'est ainsi que des différences très significatives de précocité se maintiennent entre les lots commerciaux hatifs ou tardifs, indépendamment de leur origine géographique. Cette stabilité relative, en dépit des échanges commerciaux et de l'action de la sélection naturelle, laisserait supposer qu'il s'agit d'une espèce à autogamie prépondérante.

Le tableau I donne les dates moyennes de floraison observées en 1951 et 1952. Les écarts entre années sont davantage fonction des traitements différents subis par les plantes au cours des deux années que de la différence des facteurs climatiques. Le tableau II indique le pourcentage de

(1) Avec la collaboration de M. C. SIGWALT.

plantes fleuries, montées et non fleuries ou demeurées en rosette, 3 mois après un semis de printemps effectué le 20 avril 1951.

TABLEAU I

Numéro du lot	Origine	Dénomination	Date moyenne de Floraison		Numéro du lot	Origine	Dénomination	Date moyenne de Floraison	
			1951	1952				1951	1952
			V	*VI*				*VI*	*VI*
912...	Indre	Hâtif rouge	18,0		914...	Indre	Tardif blanc	4,9 *V*	
913...	—	—	19,1		917...	Côtes du Nord	— rouge	31,9 *VI*	
915...	—	—	23,4		919...	Seine-et-Oise	— blanc	6,8	
916...	Côtes du Nord	—	22,7	10,6	920...	—	— rouge	5,5	
918...	Seine-et-Oise	—	21,9		922...	Côtes du Nord	— —		22,4
923...	Côtes du Nord	—		12,9					
982...	Indre	—		7,3					
986...	Sarthe	—		8,4					
987...	—	—		9,8					
988...	—	—		10,6					

L'observation de plantes individuelles en pépinière traduit également l'existence d'une assez grande homogénéité. Cependant les lots à fleurs blanches observés renferment une proportion notable de plantes à fleurs rouges (33 sur 239 soit 13,80 p. 100) et inversement les lots à fleurs rouges renferment une certaine proportion de types à fleurs blanches (7 sur 1334 soit 0,525 p. 100).

TABLEAU II

Numéro du lot	Plantes fleuries %	Plantes montées %	Plantes en rosette %
915	52,3	35,4	12,3
916	56,0	42,4	1,6
918	36,8	50,8	12,4
923	57,6	40,0	2,4
917	18,2	79,3	1,5
919	0	68,0	32,0
922	3,4	93,9	2,7

Par ailleurs les résultats assez peu nombreux fournis par des travaux antérieurs tendent à considérer le trèfle incarnat comme une espèce allogame. C'est pour trancher ce qui paraissait une contradiction et pour tirer les conséquences pratiques du mode de reproduction de l'espèce que cette étude fut entreprise.

a) **Revue de bibliographie.**

FRUWIRTH (1924) avait isolé un certain nombre de plantes sous gaze. Il obtenait 10 graines par inflorescence laissée sans aucune intervention ; il en obtenait 26 avec déclenchement (le « tripping » des auteurs

anglo-saxons) et 34 en présence de bourdons tandis qu'il récoltait de 20 à 40 graines en fécondation libre à l'extérieur.

Dans son étude sur la fertilité de différentes légumineuses fourragères R. D. WILLIAMS (1931) considère le trèfle incarnat comme une espèce pratiquement autostérile dans les conditions naturelles, mais autofertile quand intervient une action extérieure. Les résultats observés par R. D. WILLIAMS au cours de l'année 1928 figurent au tableau III.

TABLEAU III

Traitement	Nombre de Plantes	Nombre de fleurs	Nombre de graines	Graines p. 100 fleurs
1	2	103	68	66,0
2	4	205	133	65,9
3	4	306	22	7,2
4	7	833	63	7,6

Traitement 1 : croisement éffectué à la main.
Traitement 2 : autofécondation avec déclenchement.
Traitement 3 : autofécondation en roulant l'inflorescence entre les doigts.
Traitement 4 : autofécondation sans aucune intervention.

Sur 329 plantes, RUDORF (1940) a obtenu, par inflorescence : 30,8 graines en autofécondation avec le traitement 2, 27,5 avec le traitement 3 et 5,3 avec le traitement 4.

b) **Rôle du déclenchement.**

Dans la première phase de notre travail nous avions pour but l'obtention de lignées consanguines. Il a été possible d'observer le rôle du déclenchement dans la réalisation de l'autofécondation.

Les plantes utilisées avaient été plantées en pépinière à un écartement de 0,60 m × 0,40 m. Elles étaient choisies d'après leur phénotype et représentaient différents types de précocité. Les plantes portaient deux sachets de cellophane et les 5 ou 6 inflorescences qu'ils renfermaient subissaient les traitements 2 et 4 définis ci-dessus. Le déclenchement était réalisé à l'aide d'une pointe de crayon. La comparaison a été poursuivie en 1951 et 1952. Ultérieurement les autofécondations nécessaires à la réalisation de notre programme ont toutes été réalisées avec déclenchement.

Les résultats qui figurent au tableau IV indiquent que le trèfle incarnat est bien une espèce autofertile. Toutes les plantes autofécondées avec déclenchement ont fourni des graines, de même que toutes les autofécondations effectuées ultérieurement (soit environ 300 au total). Cette autofertilité varie avec les individus puisque les valeurs observées s'étalent de 27,2 à 125,2 graines pour 100 fleurs déclenchées.

Si on appelle « efficacité » du déclenchement le rapport des valeurs : nombre de graines pour 100 fleurs déclenchées/nombre de graines pour

100 fleurs non déclenchées, on constate que l'efficacité moyenne a été de 11,90 en 1951, et de 7,32 en 1952, avec des valeurs individuelles variant de 1,98 à l'infini.

TABLEAU IV

Année 1951			Année 1952		
Plantes N°	Graines pour 100 fleurs		Plantes N°	Graines pour 100 fleurs	
	Avec déclanchement	Sans déclanchement		Avec déclanchement	Sans déclanchement
1	71,0	0	1	37,5	7,1
2	68,6	2,2	2	58,2	0
3	56,1	31,0	3	85,2	0,9
4	107,1	9,3	4	27,2	0
5	57,5	9,8	5	39,5	4,8
6	88,3	0	6	110,6	0,9
7	97,3	12,3	7	57,0	8,6
8	63,1	1,1	8	74,2	0
9	71,9	0	9	74,1	0
10	88,7	11,0	10	51,2	25,9
11	84,5	18,3	11	55,4	20,2
12	94,1	5,2	12	80,5	28,7
13	30,7	0,5	13	47,3	12,7
			14	125,2	24,8
			15	84,2	0,9
			16	71,0	18,8
			17	90,5	0,7
			18	43,2	17,2
			19	46,0	0,3
			20	68,1	6,7
			21	102,0	7,0

Le déclenchement apparaît comme un phénomène important, très souvent indispensable dans la réalisation de la fécondation. Dans les conditions naturelles le déclenchement est effectué par les abeilles domestiques et par différentes espèces du genre *Bombus*, dont la visite doit entraîner un taux élevé de fécondation croisée. La quasi-nécessité du déclenchement pour la réussite de la fécondation doit donc imposer au trèfle incarnat, espèce fortement autofertile, un taux élevé d'allogamie.

Les variations individuelles de l'« efficacité » du déclenchement indiquent la possibilité d'une sélection vers des types plus nettement autogames ou plus nettement allogames que la moyenne des populations actuelles. La recherche des causes de variation de cette efficacité et la sélection vers l'auto ou l'allogamie pourraient constituer d'intéressants sujets de travail qui sortaient des limites strictes que nous nous étions fixées.

TABLEAU V

	Graines pour 100 fleurs en 1951	Graines pour 100 fleurs en 1952
Traitement 2	73,1	69,0
« 3	45,5	
« 4	6,1	9,4
Fécondation libre (sans sachet)	84,5	

En 1951 quelques plantes portaient un troisième sachet ; les inflorescences qu'il contenait subissaient le traitement 3. Les valeurs moyennes du nombre de graines pour 100 fleurs figurent au tableau V.

c) **Estimation du taux d'allogamie naturelle.**

Les observations ci-dessus, comme celles de WILLIAMS et de RUDORF ne permettent pas de situer la position du trèfle incarnat entre l'autogamie que rendrait possible l'absence de barrière d'incompatibilité telle qu'elle existe chez d'autres espèces du genre *Trifolium* et l'allogamie qui semble imposée par la nécessité du déclenchement.

Une première approximation a été obtenue à partir d'isolements réalisés dans l'espace. Un isolement comprenait, au centre d'un cercle de 0,50 m de rayon, deux plantes homozygotes récessives pour un gène marqueur de plantules qui conditionne la présence de deux feuilles cotylédonaires entières (PICARD, 1957) et, sur le pourtour du cercle, 10 plantes homozygotes pour l'allèle dominant. Les deux groupes de plantes étaient de même précocité et avaient la même couleur de fleurs (rouge). Dans de tels isolements on élimine dans une très large mesure les risques de biais consécutifs à une homogamie imposée par des différences de précocité ou issue du choix orienté des insectes pollinisateurs vers un type de coloration des fleurs.

Dans la descendance des plantes récessives le tri est facile, dès le stade plantule, entre plantes à phénotype récessif, issues d'autofécondation et plantes à phénotype dominant issues de croisement. On a obtenu ainsi une série d'estimations du taux d'allogamie (tableau VI) dans 7 isolements mis en place à l'automne 1956. D'autres isolements réalisés en 1955 ont été détruits en février 1956.

TABLEAU VI

Isolement N°	Plantes hybrides	Total observé	Taux d'allogamie
1	324	562	75,45
2	286	385	74,3
3	206	300	68,7
4	248	312	79,5
5	393	481	81,7
6	203	273	74,4
7	128	195	65,65

Le taux moyen de fécondation croisée observé en 1957 a donc été de 74,25 p. 100. L'amplitude de la variation observée entre les 7 isolements est faible (valeurs extrêmes 65,65 et 81,7) et indique une estimation assez bonne. Cependant ces mesures ont été réalisées dans des conditions particulières, sur des plantes isolées ; les inflorescences des plantes récessives arrivaient à peine au contact de celles des plantes dominantes.

Il est incontestable que les abeilles et les bourdons ont tendance à se déplacer de fleurs en fleurs dans un rayon assez restreint. Dans notre cas, les insectes pollinisateurs quittaient moins fréquemment les inflorescences d'une plante pour celles d'une autre qu'ils ne l'auraient fait dans une culture où les inflorescences de plusieurs plantes sont étroitement entremêlées. Il en est certainement résulté un taux de fécondation croisée inférieur au taux réel. Le chiffre de 75 p. 100 doit être considéré comme une estimée minimum du taux d'allogamie et le trèfle incarnat comme une espèce fortement allogame.

D'autres estimations seront effectuées notamment en suivant l'évolution du pourcentage de plantules récessives au cours de plusieurs générations en partant du mélange des deux génotypes semés dans les conditions normales.

Les plantules utilisées pour l'estimation du taux d'allogamie ont été utilisées ultérieurement. Des observations qu'elles nous ont permis d'effectuer, il est possible de retirer quelques idées directrices pour la sélection du trèfle incarnat.

II. — Phénomènes de dépression et vigueur hybride.

Les plantes utilisées dans la réalisation des isolements signalés plus haut, appartenaient à des familles qui avaient subi une autofécondation contrôlée pendant 6 générations consécutives. Plantes « centrales » et plantes « périphériques » avaient donc un même degré de consanguinité mais n'avaient entre elles aucun lien de parenté puisque issues de populations commerciales différentes.

Une pépinière en forme d'essais comparatifs a été plantée à l'automne 1957 ; elle groupait :

— des populations commerciales qui n'étaient pas exactement celles d'où étaient issues nos lignées mais leur étaient très comparables ;

— les plantes issues du tri effectué dans la descendance des plantes « centrales » des isolements (famille 913...) qui se divisaient en : plantes inbreds (7 générations d'autofécondation), plantes hybrides ;

— des plantes inbreds en 7e génération d'autofécondation représentant les lignées « extérieures » des isolements (familles 918...).

Chaque parcelle élémentaire comportait 20 plantes repiquées à un écartement de 0,60 m × 0,40 m, ce qui, chez le trèfle incarnat, supprime tout effet de bordure. Dix jours après la date moyenne de floraison d'une famille, les plantes composant cette famille ont été arrachées et pesées individuellement.

La disparition d'un nombre de plantes très variable suivant les origines a rendu impossibles les calculs sous forme d'essais comparatifs et nous a conduit à ne faire que des comparaisons de moyennes.

a) **Baisse de vigueur en consanguinité.**

La baisse de vigueur en consanguinité apparaît comme un phénomène quasi général chez le trèfle incarnat (tableau VII). Son importance varie dans une assez large mesure.

TABLEAU VII

Comparaison		Différence Inbred population		Probabilité de la différence
Inbreds	Population	Valeur absolue (gr par plte)	Valeur relative	
Femelles				
Isolement *I*	1 317	— 67,0	— 40,15	0,01 > P > 0,001
	1 318	— 65,6	— 39,6	—
— *II*	1 318	+ 109,7	+ 66,3	—
	1 319	+ 94,9	+ 57,3	—
— *III*	1 319	— 27,3	— 15,1	0,30 > P > 0,20
	1 320	— 117,5	— 43,4	0,01 > P > 0,001
— *IV*	1 320	— 37,7	— 13,9	0,50 > P > 0,30
	1 317	— 47,9	— 17,1	0,20 > P > 0,10
— *V*	1 317	— 117,1	— 41,7	P < 0,001
	1 318	— 96,0	— 37,0	0,01 > P > 0,001
— *VI*	1 318	— 9,8	— 3,8	P ≠ 0,80
	1 319	— 88,1	— 26,1	0,10 > P > 0,05
— *VII*	1 319	— 94,9	— 28,1	0,05 > P > 0,02
	1 320	— 66,3	— 21,4	≠ P ≠ 0,02
Mâles				
918 (1) (1) (14) (34) (9) (68) (1)	1 318	+ 48,0	+ 22,5	0,02 > P > 0,01
(24) (5) (1)	1 320	— 110,7	— 42,6	0,01 > P > 0,001
(28) (1) (5)	1 320	— 118,3	— 38,2	P < 0,001

Les familles inbreds issues des isolements pouvaient être comparées chacune à deux populations commerciales. Parmi les différences famille inbred-population, on observe :

deux écarts positifs et significatifs (isolement II) ;

douze écarts négatifs qui se divisent en :

quatre écarts non significatifs (isolements IV et VI) ;

six écarts significatifs (isolements I, V et VII) ;

deux écarts dont l'un significatif, l'autre non (isolement III).

Les écarts relatifs varient de + 66,3 p. 100 à — 43,4 p. 100.

De même, pour les trois familles mâles utilisées, les écarts (deux négatifs et un positif) varient de + 22,5 p. 100 à — 42,6 p. 100.

b) **Vigueur hybride.**

La comparaison des moyennes des poids individuels était également possible entre :

hybrides et inbreds issus du même isolement ;

trois groupes d'hybrides et la lignée parentale mâle ;

chaque groupe d'hybrides et deux populations commerciales.

Plus encore que la baisse de vigueur due à la consanguinité, la vi-

gueur hybride doit être considérée comme un phénomène général puisque sur dix comparaisons hybrides-lignées parentales, toutes les différences sont positives et une seule n'est pas significativement différente de zéro (tableau VIII). Le rendement des hybrides est supérieur à celui des inbreds de 19,5 à 107 p. 100.

TABLEAU VIII

Comparaisons	Différences Hybrides-Inbreds		Probabilité de la différence
Hybrides-Inbreds femelles	Valeur absolue (gr par plte)	Valeur relative	
Isolement *I*	+ 76,45	+ 76,6	0,01 > P > 0,001
— *II*	+ 53,75	+ 19,5	0,05 > P > 0,02
— *III*	+ 117,75	+ 76,9	P < 0,001
— *IV*	+ 119,2	+ 51,2	0,01 > P > 0,001
— *V*	+ 130,3	+ 79,6	P < 0,001
— *VI*	+ 58,65	+ 23,5	0,10 > P > 0,05
— *VII*	+ 121,65	+ 50,0	P < 0,001
Hybrides-Inbreds mâles :			
Isolement *II*	+ 115,4	+ 54,0	P < 0,001
— *VI*	+ 159,5	+ 107,0	—
— *VII*	+ 173,7	+ 90,8	—

Le fait que les plantes hybrides ont retrouvé leur vigueur initiale et sont même plus vigoureuses en général, apparaît dans le tableau IX. Sur quatorze comparaisons hybrides-populations commerciales, deux différences sont négatives non significatives, douze sont positives dont 8 non significatives et 4 significatives.

TABLEAU IX

Comparaison		Différence Hybride population		Probabilité de la différence
Hybrides	Population	Valeur absolue (gr par plte)	Valeur relative	
Isolement *I*	1 317	+ 9,45	+ 5,7	P # 0,70
	1 318	+ 10,75	+ 6,5	0,70 > P > 0,50
— *II*	1 318	+ 163,45	+ 98,7	P < 0,001
	1 319	+ 148,65	+ 82,4	—
— *III*	1 319	+ 90,45	+ 50,1	0,01 > P > 0,001
	1 320	— 0,25	— 0,1	P < 0,90
— *IV*	1 320	+ 81,5	+ 30,1	0,05 > P > 0,02
	1 317	+ 71,25	+ 25,4	0,10 > P > 0,05
— *V*	1 317	+ 13,25	+ 4,7	P # 0,70
	1 318	+ 34,3	+ 13,2	0,50 > P > 0,30
— *VI*	1 318	+ 48,85	+ 18,8	P # 0,20
	1 319	— 29,5	— 8,7	0,70 > P > 0,30
— *VII*	1 319	+ 26,8	+ 7,9	0,70 > P > 0,30
	1 320	+ 55,4	+ 17,9	P # 0,10

Il est intéressant de noter que la plus petite différence hybride-inbred s'obtient dans l'isolement II où l'inbred est particulièrement vigoureux mais que les hybrides de ce même isolement sont ceux qui ont,

en valeur absolue, le plus fort rendement lorsqu'on les compare aux populations commerciales.

L'examen des résultats du tableau VIII fait apparaître l'existence d'une faculté d'association différente des différentes lignées entre elles. En effet bien que toutes les lignées mâles d'une part et toutes les lignées femelles d'autre part appartiennent chacune à un même groupe et aient une parenté très étroite (lignées femelles issues de la même famille I 2 : 913 (4) (1), lignées mâles issues de la même famille I4 : 918 (1) (1) (14) (34) des différences très nettes apparaissent suivant les partenaires. Nier l'existence de ce phénomène pour les croisements I-VI, II-III, V-VII qui ont deux à deux le même parent mâle et un parent femelle différent, conduirait à écrire que les différences hybrides-inbreds sont égales soit : 76,8 = 23,5 ; 19,5 = 76,9 ; 79,6 = 50. Bien que le dispositif expérimental ne permette pas la comparaison statistique de ces valeurs, les écarts sont assez importants pour supposer la non égalité. Ces écarts auraient sans doute été considérablement accrus si nous avions disposé, dans chaque groupe, mâle et femelle, de lignées plus différentes entre elles.

III. — Conséquences relatives à l'amélioration du trèfle incarnat.

Pour le sélectionneur, le trèfle incarnat apparaît, au travers de ce qui précède, comme une espèce diploïde, fortement allogame dans les conditions naturelles, chez laquelle l'autofécondation est possible et pour laquelle il convient de tirer parti du phénomène de vigueur hybride. Nous essaierons donc d'examiner les conséquences de cet état de fait sur l'amélioration de cette espèce.

Le trèfle incarnat étant une espèce diploïde et autofertile, il est facile d'obtenir rapidement des lignées présentant un degré élevé d'homozygotie. Ceci est particulièrement intéressant dans le cas de la sélection pour la résistance aux maladies dont les principales sont dans l'ordre, la pourriture du collet (*Sclerotinia trifoliorum Erikss*) et l'oïdium (*Erysiphe polygoni D. C.*) et pour la résistance au froid.

Bien qu'en général moins vigoureuses que les populations dont elles sont issues, ces lignées conservent une vigueur suffisante pour permettre leur maintien sans difficultés particulières. Certaines, particulièrement vigoureuses pourraient même être utilisées directement. Leur grande homogénéité quant au rythme de végétation serait d'un intérêt certain. Toutefois leur utilisation dans la réalisation de variétés synthétiques est susceptible d'apporter un surcroît de rendement.

Si le maintien des lignées ne soulève pas de difficultés, il n'en est pas de même de leur utilisation. La réalisation de l'hybride ne pourra s'effectuer que par culture des lignées en mélange et une fraction de la première génération G_1 (25 p. 100 si nous adoptons l'estimée obtenue

plus haut) sera issue de leur autofécondation. Si cette première génération doit être utilisée pour la production de fourrage on n'utilisera que 75 p. 100 de la vigueur hybride potentielle.

Il semble difficile d'obtenir une quantité suffisante de semences G_1 pour assurer la commercialisation d'une variété à ce stade. Il serait sans doute nécessaire de mettre au commerce la deuxième génération G_2. Les mêmes phénomènes se reproduisant la G_2 comprendra, si on suppose l'utilisation de deux lignées parentales et 75 p. 100 d'allogamie :

une fraction de lignées parentales, 11/128 ;

une faible partie de F_1, 3/128 ;

une fraction issue de back-cross, 36/128 ;

une partie de F_2, 78/128.

La fraction de la vigueur hybride potentielle qui sera utilisée dans ce cas variera quelque peu suivant le déterminisme de l'hétérosis qui entrera en jeu mais se situera entre des limites voisines de 40 et 47 p. 100.

De la composition hétérogène de la G_2 découlera une hétérogénéité assez grande. Il importera donc d'utiliser des lignées aussi voisines que possible pour certaines caractéristiques agronomiques importantes, précocité par exemple.

Le gain de rendement obtenu en G_2 peut, quant à lui, demeurer valable si :

1° On utilise deux lignées vigoureuses. En effet, la fraction de rendement due aux lignées parentes subsistant sera relativement élevée et la diminution de rendement des F_2 et « back-cross » par rapport aux F_1 sera atténuée (la différence F_1-$F_2 = \frac{F_1 - P}{n}$ est d'autant plus faible que F_1-P est faible ; il en est de même pour les « back-cross ») (1).

2° On accroît le nombre de lignées. C'est alors le facteur n qui intervient pour réduire l'écart F_1-F_2. D'autres difficultés surgissent alors dont les deux principales sont l'impossibilité pratique de trouver n lignées ayant avec chacune des n-1 autres une aptitude à la combinaison égale à celle des deux meilleures même si n est relativement petit et la difficulté de trouver n lignées ayant des caractéristiques agronomiques assez voisines.

En fait, le gain de rendement en G_2 peut être légèrement supérieur à celui que nous avons estimé, car la différence de vigueur entre F_1 et parents peut, par suite de compétition au sein de la G_1 et d'une plus grande production de graine des F_1, diminuer la proportion des parents subsistant dans la G_2. De plus la sélection de lignées chez lesquelles

(1) P : rendement moyen des lignées parentales.
F_1 : rendement de la F_1.
F_2 : rendement de la F_2.
n : nombre de lignées parentales utilisées.

« l'efficacité » du déclenchement est particulièrement importante, présentant donc une tendance plus nettement allogame, peut permettre, sans accroître beaucoup les difficultés de leur multiplication (nécessité d'un isolement encore plus rigoureux), l'utilisation d'une fraction plus grande de la vigueur hybride potentielle.

IV. — Résumé et conclusion.

Plante diploïde, autofertile mais présentant dans les conditions naturelles un taux élevé d'allogamie, le trèfle incarnat offre certainement des possibilités assez grandes d'amélioration.

En fonction de ce qui précède, il semble que la sélection puisse procéder de la manière suivante :

— sélection de lignées inbred résistantes aux parasites principaux et au froid et aussi vigoureuses que possible ;

— test de l'aptitude à la combinaison particulière des différentes lignées retenues et choix des deux meilleures. Ceci suppose la mise au point d'une méthode de castration simple et efficace qui permette la réalisation d'hybrides par croisement à la main ;

— multiplication séparée des deux lignées retenues ;

— réalisation de la première génération G_1 par culture en mélange des lignées parentes ;

— réalisation de la génération commerciale G_2 par culture de la précédente.

Il est possible d'envisager d'autres méthodes de sélection. Celle-ci est relativement facile à appliquer, en particulier dans les stades ultimes qui conduisent à l'obtention des semences commerciales.

reçu pour publication le 17 octobre 1958.

SUMMARY

Some results on the breeding of crimson clover.

Crimson clover, a diploid self-fertile plant, but highly allogamous in natural conditions, can be easily bred.

It seems that breeding can proceed as follows :

— Breeding of inbred lines resistant to main parasites and to cold, and as vigorous as possible.

— Testing the specific combining ability of the different lines which have been kept, and selection of the two best ones. This supposes designing of a simple and efficient method of castration allowing hybridisation by handcrossing.

— Isolated multiplication of the two selected lines.

— Obtention of the first generation G_1 by mixed culture of the parent lines.

— Obtention of the commercial generation G_2 by growing the former one.

It is possible to consider other breeding methods. This one is comparatively easy, specially in the last stages which lead to the obtention of commercial seeds.

ZUSAMMENFASSUNG

Uber einige Züchtungsergebnisse mit Inckarnat Klee.

Als diploïde, selbstbefruchtende Pflanze, mit einer hohen Rate Fremdbestäubung in natürlichen Verhältnissen, bietet Inkarnatklee ziemlich viel Züchtungsmöglichkeiten.

Eine Züchtungsarbeit könnte folgenden Weg einschlagen :

— Züchtung von Inzuchtlinien mit guter Widerstandsfähigkeit gegenüber den wichtigsten Parasiten und der Kälte und von möglichst starkem Wuchs.

— Erprobung der speziellen Kombinationsfähigkeit der zurückgehaltenen Inzuchtlinien und Wahl der zwei besten. Das erfordert allerdings die Ausarbeitung einer einfachen und wirksamen Kastrationsmethode die eine Durchführung der Kreuzungen durch Handgriff ermöglicht.

— Getrennte Vermehrung der zwei ausgewählten Linien.

— Gewinnung einer ersten Generation G1 durch gemischten Anbau dieser beiden Zuchtstämme.

— Gewinnung einer Handelsgeneration G2 durch Vermehrung des Saatgutes G1.

Es wäre möglich andere Züchtungsmethoden auszuarbeiten. Die dargestellte ist verhältnismässig leicht durchführbar, ganz besonders in den letzten Phasen die zur Herstellung von Handelssaatgut führen.

Несколько результатов касающихся мелиорации инкарнатнаго клевера.

Ж. ПИКАР.

Станция мелиорации растений в Дижоне.

РЕЗЮМЕ

Инкарнатный клевер, растение диплоидное и автофертильное, но представляющее, в естественных условиях, высокую пропорцию аллогамии, представляет, безусловно, довольно большие возможности мелиорации.

Повидимому, селекция может производиться следующим образом :

— селекция линий « inbred » устойчивых к главным паразитам и к холоду, с возможно большей мощностью;

— определение способности особого комбинирования различных избранных линий и выбор двух наилучших. Это предполагает усовершенствование метода кастрации, более простого и более действительнаго, позволяющяго создание гибридов ручным скрещиванием;

— раздельное размножение двух выбранных линий;

— реализация первой генерации G1 культурой смеси родительских линий;

— реализация коммерческой генерации G2 культурой предидущей.

Можно разсматривать другие методы селекции, этот сравнительно, легко-приложим, в частности в конечных стадиях, которые ведут к получению коммерческих семян.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

FRUWIRTH (C.). — La sélection du trèfle incarnat (*Trifolium incarnatum*). *Hand. der Pflanzenzüchtung*, III, 217-220, 1924. Berlin. Paul Parey éd.

PICARD (J.). — Premières observations sur l'hérédité de quelques caractères simples chez le trèfle incarnat (*Trifolium incarnatum* L.). *Ann. Amél. Plantes*, II, **4**, 527-529, 1956.

RUDORF (W.). — La sélection du trèfle incarnat. *Hand. der Pflanzenzüchtung*, III, 11-15, 163-167, 1940.

WILLIAMS (R. D.). — Fertilité de différentes légumineuses fourragères. University College of Wales, Series H, n° 12, 221-227, 1931.

DOCUMENTATION

GÉNÉRALITÉS

1. — Cytologie.

BLACKWOOD (M.). — **The inheritance of B chromosomes in** *Zea Mays*. (Hérédité des chromosomes B chez *Zea Mays*). *Heredity*, **10**, 353-366, 1956.

L'auteur analyse des maïs possédant des chromosomes B ainsi que leur descendance afin d'estimer les effets de la non-disjonction et de la fécondation préférentielle sur le maintien de ces chrosomomes dans la population. Elle constate :

1° Que les chromosomes B se comportent à peu près normalement à la mitose.

2° Qu'ils retardent ou présentent des divisions précoces à la méiose, ce qui affecte leur distribution dans la descendance.

3° Qu'ils subissent des non-disjonctions à l'A_1 dans les cellules-mères du pollen et à la deuxième mitose du grain de pollen.

L'analyse de la distribution des chromosomes B dans la descendance montre que la non-disjonction se produit à des taux variant dans les différentes plantes, même s'il s'agit de plantes qui possèdent le même nombre de chromosomes B et ne sont pas apparentées.

L'auteur confirme également l'existence d'une fécondation préférentielle et, puisque ce procédé, consécutif à une non-disjonction, devrait favoriser la rétention de « B » et qu'il n'y a en fait pas de gain de « B » dans la population, elle suppose que les « B » confèrent un désavantage sporophytique.

V. CA.

BOSEMARK (N. O.). — **On accessory chromosomes in** *Festuca pratensis*. **V. Influence of accessory chromosomes on fertility and vegetative development.** (Les chromosomes accessoires chez *Festuca pratensis*. V. Influence des chromosomes accessoires sur la fertilité et le développement végétatif). *Hereditas*, **43**, 211-235, 1957.

L'auteur étudie l'influence de nombres variés de chromosomes accessoires sur la fertilité et sur le développement végétatif chez *Festuca pratensis*. Il constate :

— qu'il n'y a aucune réduction notoire de la fertilité pollinique chez les plantes possédant 1 ou 2 chromosomes accessoires, mais que les plantes qui en possèdent beaucoup ont en moyenne, un pourcentage plus faible de pollen

morphologiquement bon ; la fertilité pollinique diminue en raison inverse du nombre de chromosomes accessoires ;

— que la diminution de la fertilité pollinique est due en grande partie à la formation de noyaux de restitution à l'A_1 ; les grains de pollen ainsi formés sont morphologiquement bons, mais fonctionnent occasionnellement ;

— que le « grainage » semble affecté par la présence de nombres élevés de chromosomes accessoires ;

— que la présence de 1 ou 2 chromosomes accessoires, dans le cas de certains génotypes semble stimuler la croissance et que, au contraire, de nombreux chromosomes accessoires l'affectent ; ceux-ci ne semblent par contre avoir aucune influence sur la germination.

L'auteur conclut que l'effet génétique des chromosomes accessoires chez *F. pratensis* et probablement chez d'autres espèces doit être fonction, et de la constitution génotypique, et du milieu environnant.

Y. Ca.

Bosemark (N. O.). — **Further studies on accessory chromosomes in grasses.** (Nouvelles recherches sur les chromosomes accessoires des graminées). *Hereditas*, **43**, 236-297, 1957.

Cette publication traite de la cytologie et du mode de transmission des chromosomes accessoires présents dans des plantes issues de populations naturelles récoltées dans la Suède du Sud pour les espèces *Poa trivialis*, *Briza media*, *Holcus lanatus*, *Alopecurus pratensis*, *Phleum nodosum* et en Angleterre pour *Festuca arundinacea*.

Bien que les effectifs étudiés soient trop faibles pour donner matière à conclusion, il semble que les chromosomes accessoires soient assez fréquents dans la plupart des espèces inventoriées et présentent un ensemble de caractères communs : ils sont plus petits que les chromosomes ordinaires et vraisemblablement tous hétérochromatiques. Ils sont en nombre constant chez un même individu dans toutes les espèces sauf chez *Poa trivialis* où des variations dans le nombre des chromosomes accessoires peuvent être observées entre fleurs, à l'intérieur d'une même fleur et même parfois dans le système radiculaire d'une même plante.

Pour toutes ces espèces, l'auteur étudie la morphologie des chromosomes accessoires appariés au pachytène. Il détermine la position du centromère et la distribution des segments hétérochromatiques. Il analyse le comportement méiotique des chromosomes accessoires. Celui-ci varie légèrement d'une espèce à l'autre aussi bien qu'à l'intérieur de l'espèce, mais il se forme généralement des bivalents à la M_1 et jamais d'associations entre chromosomes accessoires et chromosomes normaux. Il n'y a jamais de disjonctions de chromatides à l'A_1. Les éliminations méiotiques sont variables mais généralement très faibles. Chez ces espèces, *Phleum nodosum* et *Poa trivialis* exceptées, les chromosomes accessoires ne se disjoignent pas à la première mitose de pollen et se dirigent vers le noyau générateur. Ces résultats sont confirmés par l'étude des descendants issus de croisements réciproques entre plantes possédant des nombres de chromosomes accessoires différents.

Après une confrontation des résultats obtenus, l'auteur émet l'hypothèse que, pour certains génotypes, et dans certaines conditions de milieu, les chromosomes B doivent être utiles.

Y. Ca.

Fröst (S.). — **The inheritance of the accessory chromosomes in** *Centaurea scabiosa*. (Hérédité des chromosomes accessoires chez *Centaurea scabiosa*). *Hereditas*, **43**, 403-422, 1957.

L'auteur étudie l'hérédité de deux types de chromosomes accessoires, le type standard et l'iso-chromosome, chez *Centaurea scabiosa*. Il constate qu'il n'y a aucune preuve d'un mécanisme effectif pour l'accroissement numérique des chromosomes accessoires ; ceux-ci semblent au contraire décroître en nombre d'une génération à l'autre et se transmettre de la même manière du côté mâle et du côté femelle.

La répartition des chromosomes accessoires chez les plantes qui en possèdent deux ne semble pas due au hasard en dépit de leur caractère d'univalent. D'autre part, l'élimination des chromosomes accessoires est plus forte chez les plantes à un accessoire que chez les plantes à deux accessoires.

L'auteur n'observe aucune différence entre le mode de transmission de chacun des deux types de chromosomes accessoires étudiés.

Il pense que, au moins sous certaines conditions, la sélection naturelle doit jouer en faveur des chromosomes accessoires et compenser les pertes qui tendent à se produire d'une génération à l'autre.

Y. Ca.

Hegwood (M. P.) and Hough (L. F.). — **A mosaic pattern of chromosome numbers in the White Winter Pearmain apple and six of its seedlings.** (Des chimères chromosomiques chez la variété de pomme White Winter Pearmain et chez six de ses descendants issus de semis). *Am. Journ. Bot.*, **45**, 349-353, 1958.

Des chimères chromosomiques apparaissent dans les tissus somatiques de la variété de pomme « *White Winter Pearmain* » et de six de ses descendants issus de semis. L'un de ceux-ci est une nouvelle variété *Jerseyred* provenant du croisement (*Gallia Beauty* × *White Winter Pearmain*). Un nombre de base euploïde, $2n = 34$ pour *White Winter Pearmain* et cinq des jeunes semis, $2n = 51$ pour *Jerseyred*, se retrouve à une assez haute fréquence. Cependant, des cellules possédant des nombres chromosomiques variables tantôt supérieurs, tantôt inférieurs au mode euploïde sont réparties au hasard dans les tissus dérivés de chacune des couches méristématiques initiales. Après une revue des cas analogues observés chez d'autres espèces et des hypothèses formulées quant à l'origine de ces anomalies, les auteurs concluent à une déviation du processus mitotique vraisemblablement sous contrôle génique. Cette tendance de certains tissus somatiques à subir des variations chromosomiques numériques semble héritable.

Y. C.

Milinkovic (V.). — **Accessory chromosomes in the roots of** *Poa alpina*. (Chromosomes accessoires dans les racines de *Poa alpina*). *Hereditas*, **43**, 583-588, 1957.

L'auteur étudie les chromosomes dans les racines de plantes de *Poa alpina* possédant des chromosomes accessoires dans les cellules-mères du pollen afin de voir comment ceux-ci se comportent dans les tissus somatiques. Il constate la présence de ces chromosomes accessoires dans les racines primaires quels que soient leur longueur et leur stade de développement, mais il n'en détecte

plus dans les racines secondaires quelle que soit leur longueur. Ces chromosomes accessoires sont déjà absents des jeunes primordia des racines secondaires, dans la partie intérieure de la tige.

Y. Ca.

Muntzing (A.). — **Frequency of accessory chromosomes in rye strains from Iran and Korea.** (Fréquence des chromosomes accessoires dans des populations de seigle provenant d'Iran et de Corée). *Hereditas*, **43**, 682-685, 1957.

L'auteur étudie la répartition des chromosomes accessoires dans des populations de seigle de l'Iran provenant de 88 localités différentes. Environ les deux-tiers de ces populations contiennent des chromosomes accessoires à des fréquences parfois très faibles ($\leqslant$ 10 p. 100). Il n'y a pas de corrélation entre les fréquences observées et la distribution géographique. La même analyse est effectuée sur des populations originaires de Corée et les pourcentages observés sont nettement plus élevés : certaines populations possèdent jusqu'à 91,5 p. 100 de plantes avec des chromosomes B.

Ces chromosomes sont du type « standard », quelques-uns sont du type « dévié ». Ils sont généralement en nombre pair, souvent 2, quelquefois 4.

L'analyse de populations naturelles, effectuée de la sorte pourrait donner d'utiles renseignements sur les centres d'origine des seigles cultivés puisque la présence de ces chromosomes accessoires peut être considérée comme un caractère primitif.

Y. Ca.

Rees (H.). — **Genotypic control of chromosome behaviour in rye. IV. The origin of new variation.** (Contrôle génotypique du comportement chromosomique chez le Seigle. IV. L'origine d'une variation nouvelle). *Heredity*, **II**, 185-193, 1957.

Le croisement de deux lignées inbred de Seigle différant par les fréquences de chiasmas et l'existence chez l'une des lignées, d'erreurs préméiotiques, entraînant l'apparition de noyaux supplémentaires dans les cellules-mères du grain de pollen montre que ces deux caractères sont héréditaires et présentent, à partir de la troisième génération, des recombinaisons et des transgressions importantes. Les conséquences évolutives en sont discutées.

S. E.

2. — Génétique.

Gates (R. Ruggles). — **Taxonomy and genetics of Oenothera.** (Taxinomie et génétique du genre *Oenothera*). **Monographiae Biologicae**, VII, 115 pages, W. Junk éd., La Haye, 1958.

Synthèse de l'ensemble des recherches effectuées dans le genre *Oenothera*, ce petit ouvrage est un exemple des résultats que l'association des différentes branches de la taxinomie moderne est susceptible d'apporter en vue de préciser les mécanismes évolutifs d'un groupe végétal bien défini. Abordant tout d'abord le problème très particulier de l'évolution des Œnothères, l'auteur y discute la notion d'espèce qui prend ici un aspect particulier du fait de l'interfertilité de toutes les formes du genre. Ces espèces sont analysées de façon détaillée en leurs caractères qualitatifs et quantitatifs, leur distribution en Amérique

du Nord précisée ainsi que les conditions de leur naturalisation en Europe. L'auteur passe enfin rapidement sur les caractéristiques génétiques et cytologiques qui donnent à ce genre son intérêt particulier.

En résumé, mutations, translocations réciproques jouant sur des chromosomes s'appariant par leurs seules extrémités (chromosomes acrosyndétiques) et hybridations seraient les processus évolutifs fondamentaux du genre *Oenothera*. Cette évolution, relativement rapide, est marquée morphologiquement par une réduction progressive de la taille des fleurs, parallèle à l'établissement d'une autogamie stricte. Cytologiquement l'acrosyndèse a permis le maintien des translocations dont l'accumulation s'est traduite par une caténation de plus en plus importante des chromosomes méiotiques, liée à un mécanisme de maintien de l'hétérozygotie par l'instauration de gènes « létaux balancés ».

D'autres processus moins spécifiques sont aussi intervenus tels que polyploïdie, polysomie et facteurs d'auto-incompatibilité qui sont analysés au passage, mais conservent à ce groupe toute son originalité cytologique, génétique et évolutive.

S. E.

Sampson (D. R.). — **The genetics of self- and cross-incompatibility in** *Brassica oleracea*. (Le déterminisme génétique de l'auto- et de l'inter-incompatibilité chez *Brassica oleracea*). *Genetics*, **42**, 3, 253-263, 1957.

Un système d'allèles multiples en un seul locus, avec détermination sporophytique de la réaction du pollen, rend compte des relations de compatibilité observées chez *Brassica oleracea* var. *italica*. Les recherches ont été effectuées sur 5 plantes de choux broccoli « *Calabrese Green Sprouting* » et sur leurs descendances. Pour les quatre plantes dont la composition génotypique relative aux allèles de stérilité a été déterminée, on a trouvé 4 allèles différents dont trois sont indépendants entre eux alors que le quatrième est, par rapport aux trois autres, récessif dans le pollen et incomplètement récessif dans le style. Une plante sur les cinq était auto-compatible. Ce caractère auto-compatible s'est transmis par autofécondation à 10 plantes sur 13, alors qu'il s'est comporté comme entièrement récessif dans la descendance du croisement avec une plante auto-incompatible. Les relations d'incompatibilité sont modifiées en présence du caractère auto-compatible.

Au cours des expériences, l'auteur a observé une certaine instabilité dans quelques relations d'auto et d'intercompatibilité.

P. Péc.

3. — Physiologie.

Ekdahl (I.). — **On the growth mecanism of root hairs.** (Sur le mécanisme de croissance des poils absorbants). *Physiol. Plant.*, **10**, 4, 798-806, 1957.

Les effets de préparations à base de pectinase et de cellulose (enzymes conditionnées par des firmes américaines dont l'adresse est donnée) ont été étudiés sur les poils absorbants et les racines du blé et du colza.

Ces préparations diminuent la longueur maximum des poils absorbants. Les parois des cellules du colza sont fréquemment dissoutes par des concentrations élevées, alors que celles du blé ne sont pas touchées. Ceci n'a été observé qu'avec la pectinase.

Les deux traitements augmentent le diamètre des poils absorbants.

Les milieux contenant de la cellulose ont plus d'effet sur les racines du blé que ceux à base de pectinase. Par contre, les racines de colza semblent être moins sensibles aux préparations à base de cellulose qu'à celles à base de pectinase.

A partir de ces données, l'auteur analyse le mécanisme de croissance des poils absorbants. Selon lui, les membranes cellulaires de ces poils diffèrent des membranes primordiales engendrées par les apex végétatifs de ces organes par la présence de couches de cellulose néo-formées.

P. Ja.

8. — Techniques culturales.

Albritton (D. J.) and Roscoe (E. jr,). — **Influence of organic matter and certain anions on the yield and phosphorus content of oats.** (Influence de la matière organique et de certains anions sur le rendement et la teneur en phosphore de l'Avoine). *Agron. J.*, **49**, 8, 410-412, 1957.

Deux expériences ont été réalisées pour mettre en évidence l'influence de l'apport de matière organique et de certains anions sur le rendement, la teneur en phosphore du grain et de la paille, et le phosphore absorbé chez l'avoine. Ces expériences réalisées sur culture en pot, en serre, ont donné les résultats suivants :

1. L'apport de l'anion silicate accroît le rendement ainsi que la quantité de phosphore absorbée de façon significativement plus forte que l'apport de matière organique (paille d'avoine, luzerne) ou que d'autres anions (citrate, tartrate, oxalate). L'explication proposée par les auteurs est un échange entre l'anion silicate et le phosphore absorbé.

2. A la plus forte dose de P_2O_5 essayée (30 p. p. m.) en combinaison avec différentes doses de Si_2O_5, l'action du silicate demeure significative sur la quantité de P_2O_5 absorbée par la paille.

Ces expériences démontraient que dans des sols où l'on apporte des scories basiques, l'addition d'une fumure à base de silicate serait d'un grand intérêt pratique.

C. Mo.

CULTURES SPÉCIALES

1. — Céréales.

Coffman (F. A.). — **Factors influencing heat resistance in oats.** (Facteur influençant la résistance à la chaleur chez l'avoine). *Agron. J.*, **49**, 7, 368-373, 1957.

L'auteur a étudié systématiquement la résistance à la chaleur d'un certain nombre de variétés d'avoines d'hiver et de printemps. L'étude a été réalisée en portant, à des stades précis de végétation, le matériel à tester dans une chambre à température contrôlée. Les résultats sont les suivants :

1. Une durée d'exposition de 45 minutes à 50°C met le mieux en évidence les différences variétales.

2. Les variétés testées ont mieux résisté à la chaleur après une exposition à la lumière solaire qu'après maintien à l'obscurité.

3. Des températures relativement élevées avant traitement paraissent accroître la résistance des variétés d'hiver, mais non celle des variétés de printemps.

4. La résistance varie avec l'âge des plantes : elle est maxima à 50 jours.

5. La résistance est plus forte chez les variétés d'hiver, que chez les variétés de printemps.

6. Il n'y a pas de corrélation absolue entre caractères morphologiques et résistance à la chaleur. Cependant, les variétés les plus résistantes dans ces expériences (*Ruakura, Fulghum, Winter Turf, Hairy Culberson*) étaient aristées.

7. Les variétés de printemps comme d'hiver à maturité précoce étaient plus résistantes que les variétés tardives.

8. La résistance à la chaleur était indépendante des facteurs de résistance à certains parasites (rouille couronnée, charbon) portés par la plupart des variétés.

9. Une haute corrélation a été trouvée entre résistance à la chaleur et résistance au froid.

10. Le caractère résistance à la chaleur est génétique et s'est révélé dans un croisement Hiver-Printemps comme monofactoriel récessif.

11. Enfin, une étude parallèle menée chez les variétés d'orge et de blé montre que, comme chez l'avoine, les variétés d'hiver sont en moyenne plus résistantes que les variétés de printemps.

C. Mo.

Hooker (A. L.). — **Methods of inoculation and determining varietal reactions in the *Septoria* disease of oats.** (Methodes d'inoculation et détermination des réactions variétales au *Septoria* chez l'Avoine). *Plant Dis. Rep.*, **41**, 7, 592-597, 1957.

L'auteur décrit les diverses méthodes d'inoculation du *Septoria* qu'il a expérimentées tant en serre qu'au champ. Les méthodes de culture de l'inoculum en boîte de Pétri, la concentration utilisée pour l'infection, le nombre des applications, l'action de divers agents extérieurs sur le développement de la maladie sont successivement passés en revue. Les méthodes de notation de l'infection sur feuille et sur tige sont également présentées.

C. Mo.

Nyquist (W. E.). — **Inheritance of resistance of leaf rust in hybrids involving a common wheat strain derived from *Triticum Timopheevi*.** (Déterminisme de la résistance à la rouille brune portée par un blé tendre dérivé de *T. Timopheevi*). *Agron. J.*, **49**, 5, 240-243, 1957.

Le déterminisme génétique de la résistance à *Puccinia triticina* de la lignée *C. I.* 12 633 a été étudiée en champ au moyen de croisements avec trois variétés sensibles (*Federation, White Federation* et *Ramona*) et également avec deux variétés résistantes (*Chinese Spring* et 2 666 A_2, lignée issue de *Chinese Spring*). La lignée C. I. 12 633 est issue d'un croisement interspécifique entre *Triticum Timopheevi* et 2 666 A_2.

La seule race de rouille brune présente en champ était la race 11.

Ces croisements ont permis de mettre en évidence la présence dans *C. I.* 12 633 d'un gène de résistance partiellement dominant, et d'un gène complémentaire. Dans les croisements avec *Federation* et *White Federation*, seul le premier de ces gènes se manifeste. Dans le croisement mettant en jeu *Ramona*, on trouve au contraire une disjonction en F_2 de type 9 : 7.

Dans le croisement *C. I.* 12 633 × *Chinese Spring*, aucune plante sensible n'apparaît en F_2. Il est donc probable qu'aucun des gènes de résistance mis en évidence dans *C. I.* 12 633 ne provient de *T. Timopheevi*, mais plutôt de *Chinese Spring* par l'intermédiaire de la lignée 2 666 A_2.

E. Po.

Blickenstaff (J.), Thompson (D. I.) and Harvey (P. H.). — **Inheritance and linkage of pollen fertility restoration in cytoplasmic male-sterile crosses of corn.** (La restauration de la fertilité, chez des Maïs-hybrides possédant un facteur cytoplasmique de stérilité mâle ; modes d'hérédité et relations de linkage). *Agron. J.* **50**, 8, 430-434, 1958.

La restauration génétique de la fertilité mâle en présence du cytoplasme « Texas » est conditionnée par un seul gène dominant Rf, que les A. situent sur le chromosome 3 de la façon suivante : A1 — 36,2 — Lg2 — 20,8 — Rf. Ils étudient 18 lignées restaurant parfaitement la fertilité mâle (en culture normale d'été, en culture d'hiver en Floride, en culture d'hiver dans une serre sans éclairage supplémentaire) : elles possèdent toutes ce gène Rf. Le caractère de restauration partielle de la fertilité, étudié chez 3 lignées, est au contraire conditionné par plusieurs gènes.

Les hybrides entre une souche stérile « Texas » et cinq des 18 lignées portant le gène Rf présentent seulement de 30 à 90 p. 100 de plantes parfaitement mâle-fertiles lorsqu'on les cultive en serre en été avec, pendant toute leur vie, un éclairage artificiel entre 23 h et 2 h ; les températures élevées enregistrées au cours de cette expérience peuvent aussi avoir joué un rôle (moyenne des maxima hebdomadaires : 40,5°C).

Une corrélation significative positive ($r = + 0{,}22$) existe entre la hauteur des plantes (du sol à la dernière feuille) et la fertilité mâle restaurée par 6 lignées différentes : les plantes fertiles ont en moyenne 10 cm de plus que les plantes stériles.

A. C.

Briggle (L. W.). — **Interactions of cytoplasm and genes in a group of male sterile corn types.** (Interactions gènes-cytoplasme dans une série de types de maïs mâle-stérile). *Agron. J.*, **49**, 10, 543-547, 1957.

Sept types de maïs à stérilité mâle d'origine cytoplasmique ont été rassemblés et croisés par une série de « restaureurs différentiels » de fertilité. Chacun de ces croisements a été semé à trois dates différentes en un même lieu (Ames, Iowa) et observé plante par plante pour sa fertilité pollinique.

Le comportement des quatre types *USDA*, *Brésilien*, *Vg* et *Reid* a été très voisin. Le type *Texas* a des réactions nettement distinctes. Les deux derniers types, des hybrides simples mâle-stériles détectés à la Station de Ames et encore peu étudiés, semblent former un groupe à part.

D'après les semis échelonnés des croisements réalisés avec des lignées ne restaurant pas bien la fertilité dans tous les cas, la stérilité *Texas* s'est montrée plus indépendante des conditions climatiques que la stérilité *USDA*.

La seule lignée qui ait restauré une fertilité totale dans tous les cas est Ky 21. Même à partir de celle-ci, l'étude génétique des gènes « restaurateurs » n'est pas simple.

X. La.

CATCHESIDE (D. G.). — **The genetics of B chromosomes in maize.** (La génétique des chromosomes B chez le maïs). *Heredity*, **10**, 345-351, 1956.

Les auteurs ont relevé, à la deuxième mitose du grain de pollen, les taux de non-disjonction des chromosomes B, ainsi que les fréquences de fécondation préférentielle par le gamète mâle possédant le plus grand nombre de chromosomes B. Les taux de non-disjonction varient selon les différents stocks, mais il n'y a aucune preuve permettant de dire que la fécondation préférentielle varie significativement. Il y a une très forte probabilité pour que les secondes mitoses de pollen soient polarisées et une possibilité pour que l'arrangement résultant des deux gamètes mâles détermine la fécondation préférentielle.

Y. CA.

DUVICK (D. N.). — **Yields and other agronomic characteristics of cytoplasmically pollen sterile corn hybrids, compared to their normal counterparts.** (Comparaison des formes normales et mâle-stériles de plusieurs Maïs-hybrides pour le rendement et d'autres caractères culturaux). *Agron. Journ.*, **50**, 3, 121-125, 1958.

L'auteur étudie surtout la stérilité cytoplasmique « *Texas* », en comparant en 3 lieux et avec 6 peuplements les formes normales et mâle-stériles de 6 hybrides. En ce qui concerne le rendement, les interactions cytoplasmes × lieux, cytoplasmes × hybrides et cytoplasmes × peuplements sont significatives. Les formes mâle-stériles sont souvent inférieures lorsque le peuplement est faible ; elles sont souvent supérieures lorsque le peuplement est fort, surtout en milieu sec. En moyenne, les formes mâle-stériles et normales sont équivalentes, et les différences individuelles sont faibles ; cependant, les divers hybrides ne réagissent pas de la même façon, et on doit mettre les formes stériles en essai avant d'en organiser la production.

La précocité de maturité, la réaction à *Helminthosporium turcicum* et *H. Maydis*, et la verse par rupture des tiges n'ont pas varié avec le type de cytoplasme. Par contre, les formes mâle-stériles tallent moins que les formes normales et présentent moins de plantes sans épi lorsque la floraison se produit pendant une période très sèche.

A. C.

STRINGFIELD (G. H.). — **Fertility Restoration and Yields in Maize.** (Restauration de la fertilité et Rendement chez le Maïs). *Agron. Journ.*, **50**, 4, 215-218, 1958.

Travaillant sur des Maïs possédant le cytoplasme « *Texas* », l'auteur étudie des F_1 (dont une majorité obtenues par recroisement) en disjonction pour le ou les gènes restaurant la fertilité mâle, la pollinisation de tous les épis étant largement assurée : le rendement des plantes mâle-fertiles surpasse celui des plantes mâle-stériles d'une façon importante (11 p. 100). Trois mécanismes possibles sont proposés : 1° Effet pléiotropique des gènes restaurant la fertilité ; 2° Efficacité supérieure du cytoplasme « *Texas* », une fois éliminée la stérilité ; 3° Interaction favorable du cytoplasme « *Texas* » (qui est très rare chez les Maïs américains) et des génotypes de ces mêmes Maïs ; cet effet positif serait masqué chez les plantes mâle-stériles par une infériorité accompagnant la stérilité. Cette troisième hypothèse élargit la notion d'hétérosis aux relations entre le cytoplasme et le noyau.

A. C.

2. — Plantes sarclées.

Polyploidie der Ruben. Beiträge zur Rübenforschung NR. 1. Deutsche Akademie der Landwirtschaftswissenschaften zu Berlin, *Wissenschaftliche Abhandlungen* Nr. 34, Akademie-Verlag, Berlin, 68 pages, DM 6, 80 (broché), 1958.

Cette publication contient les quatre articles suivants :

Bandlow (G.). — **Die Pollensterilität der Beta-Rübe und ihre Bedeutung für die Polyploidiezüchtung.** (La stérilité du pollen chez la betterave et son importance pour la sélection des plantes polyploïdes), p. 52-68.

L'auteur expose les origines histologiques et génétiques de l'androstérilité, et étudie les descendances de 4 plantes à étamines blanches et pollen stérile, et de 17 plantes à étamines jaunes et pollen demi-stérile. Les plantes à étamines blanches et pollen stérile croisées par des lignées (1_3) ou des plantes ordinaires ont donné divers types de descendances. Celles non pollinisantes étaient du type à étamines totalement blanches (pollinisateur : Nxxzz), à étamines jaunes fermées (pollinisateur : NXXzz ou NxxZZ), à étamines soit blanches soit jaunes fermées (pollinisateur : NXxzz). 36 p. 100 des pollinisateurs ont donné une descendance à pollen complètement stérile et sont intéressants pour les travaux de sélection basée sur la polyploïdie et l'androstérilité.

H. L.

Fischer (H. E.). — **Erfahrungen in der Anwendung von Mitosegiften zur Gewinnung polyploider Pflanzen, insbesondere *Beta*-Rüben.** (Expériences sur l'emploi de substances pour l'obtention de polyploïdes, en particulier chez la betterave), p. 37-51.

Les substances lipophiles acénaphtène (ACE) et γ-hexachlorocyclohexane (HCH) permettent d'obtenir des tétraploïdes chez la betterave avec d'autant d'efficacité et de facilité d'emploi que la colchicine. L'HCH a une action plus rapide mais moins homogène que ACE et nécessite un contact direct avec le bourgeon terminal pendant 2 jours. ACE provoque la polyploïdie par l'action de ses vapeurs pendant 5 jours. Le mélange HCH et ACE a été utilisé avec succès sur tomate. L'hexanitrodiphenylaminsodium (aurantia) en solution dans l'eau à 0,1-0,3-0,3 p. 100 est plus toxique que les deux premiers produits et provoque des jaunissements ou des dépérissements.

H. L.

Fürste (W.). — **Massnahmen zur Erhöhung des Anteils triploider Pflanzen in polyploiden Zuckerrüben.** (Procédés pour augmenter le pourcentage de triploïdes dans les graines polyploïdes de betteraves sucrières), p. 28-36.

En dehors de l'emploi de plantes androstériles ou de méthode de pollinisation sélective, des procédés techniques permettent d'augmenter le pourcentage de triploïdes dans la production des semences polyploides. Les glomérules récoltés sur les plantes tétraploïdes (4x) sont plus gros et contiennent moins de germes que ceux récoltés sur les plantes diploïdes (2x). Comme les (4x) produisent moins de pollen que les 2x, mais que celui-ci germe plus vite sur le stigmate, l'auteur préconise le rapport : 1 diploïde pour 3 à 4 tétraploïdes, le mélange 2x et 4x dans les rangs eux-mêmes, et la récolte séparée des grains

de chaque type. En effet, le pourcentage de triploïdes est plus élevé sur 4x (56 p. 100) que sur 2x (29 p. 100). Enfin, le triage des glomérules récoltés permet d'augmenter le pourcentage 3x par rapport à 4x, en prenant les catégories de dimensions moyennes.

H. L.

ROSENTHAL (C.). — **Ein Vergleich der Methoden zur Gewinnung polyploiden Ausgangsmaterials für die *Beta*-Rübenzüchtung.** (Comparaison des méthodes pour obtenir le matériel polyploïde au cours de la sélection de la betterave), p. 7-27.

On obtient le pourcentage le plus élevé de plantes tétraploïdes par application d'un tampon de coton imbibé d'une solution de colchicine à 0,2-0,4 p. 100 pendant 24 à 48 heures sur le cône végétatif de la jeune plantule, soit par trempage de graines ou de graines germées avec des racines de 2 à 5 mm pendant 3 heures dans une solution à 0,1 p. 100 à 30°C. La détermination des plantes tétraploïdes est faite par mesure des grains de pollen, confirmée par comptage chromosomique. L'auteur estime qu'on obtient des résultats meilleurs et plus économiques en traitant des embryons ou des graines plutôt que des plantes en rosette âgées d'un an. La dimension très réduite du bourgeon terminal ou de la plumula évite les chimères et les mosaïques de tissus diploïdes et tétraploïdes.

H. L.

4. — Plantes textiles.

SIZOV (I. A.). — **40 let nauchnykg issledovanij v oblasti l'novodstva.** (Quarante années de recherche scientifique dans le domaine de la liniculture). *Vestnik sel'sk. Nauki*, **10**, 10-16, 1957.

Les travaux soviétiques ont montré que le meilleur précédent cultural était le pré à condition que celui-ci ait un rendement d'au moins 35 à 50 quintaux de foin. Pour bien réussir sa culture, il faut semer le lin en même temps que l'orge ou l'avoine, en lignes rapprochées à 7,5 cm, à 2 500 ou 2 800 graines capables de germer ou davantage, si la terre est riche. La méthode de T. D. LYSENKO selon laquelle les engrais doivent être fournis sous une forme organo-minérale a donné de bons résultats. Avant la révolution, il n'y avait pas de variétés sélectionnées. L'Institut du Lin de l'U. R. S. S. a sélectionné les variétés : *Oméga*, *Svetoch* (Flambeau), 1288_{12}, *Prjadil'shchik* (Fileur), 1-2, 1-5, 1-7, 1-9. La Station d'Amélioration de Smolensk a sélectionné : 0107, 0109, *Stakhanovec*, *A*-2-176, *L*-1-120 ; la Station d'Amélioration de Pskov : 1908, *Udarnik* (Percuteur), *Pobeditel'* (Vainqueur), *Tekstil'shchik* (Tisserand) ; l'Institut Botanique de l'U. R. S. S. : *D. C.* 30, *D. C.* 33.

En 1941, pratiquement la totalité des ensemencements (deux millions d'hectares) était faite en variétés sélectionnées. *Svetoch* occupait, en 1956, 47 p. 100 des ensemencements.

Les chercheurs soviétiques ont mis au point des méthodes de microrouissage bactériologique permettant l'appréciation de la qualité de la fibre. Les résultats sont en concordance avec ceux obtenus par examen microscopique de coupes dans les tiges. Parmi les hybrides mis à l'épreuve dans les essais nationaux figure un hybride végétatif prometteur de *Rogash*. Il a été démontré que la longueur du jour exerce une action favorable sur l'élongation des tiges et leur teneur en fibre.

Une série d'autres travaux extrêmement intéressants ont été réalisés à

partir de la grande révolution d'octobre. Ils permettent de résoudre le problème de l'accroissement de la production décidé par le vingtième Congrès du Parti Communiste de l'Union Soviétique.

F. Pl.

6. — Graminées fourragères.

Baker (O. K.). — **Studies on the root development of herbage plants. III. The influence of cutting treatments on the root, stubble and herbage production of a perennial ryegrass sward.** (Études sur le développement du système radiculaire des plantes fourragères. III. Influence des coupes sur la production de racines, de tiges et de feuilles d'un gazon de ray-grass anglais). *J. Brit. Grassl. Soc.*, **12**, 3, 197-208, 1957.

Les effets des coupes sur la croissance des différentes parties des plantes de ray-grass anglais, au cours des années d'établissement, ont été étudiés sur des parcelles. Bien que quelques semaines après une exploitation, il y ait un poids inférieur de racines dans les parcelles coupées, comparées à celles non coupées, ces différences peuvent s'estomper. Ainsi on a pu trouver des poids de racines supérieurs dans des parcelles coupées quatre fois, plutôt que dans des parcelles non exploitées. En automne, les gazons exploités fréquemment présentent plus de talles par unité de surface que ceux non coupés. De même, le poids de racines par unité de surface n'est pas diminué par l'augmentation de la fréquence des coupes. Par contre, le poids de racines par talle est diminué par cette augmentation. Le poids des tiges s'accroît du printemps au début de l'automne et diminue durant l'hiver. L'année suivant l'établissement, le poids des racines passe par un maximum en décembre, alors que celui des tiges augmente durant le printemps et l'été, pour diminuer par la suite. La teneur totale en hydrates de carbone solubles est identique dans les racines et dans les tiges malgré que le pourcentage de ces corps soit constamment plus élevé dans les tiges que dans les racines. Le fructosane est le principal de ces hydrates de carbone et il prédomine, avec d'autres glucides simples, dans les feuilles. Durant l'hiver, la teneur en glucides solubles, en particulier en fructosane, décroît considérablement dans les racines et dans les tiges. La repousse précoce de l'herbe en fin d'hiver n'est pas liée aux poids des racines par unités de surface à l'automne précédent, mais au poids des racines par plante. Les rendements les plus élevés au printemps proviennent des parcelles exploitées modérément à l'automne précédent, où la densité des plantes et des talles est faible mais où le poids de racines par plante, ou par talle, est élevé. Par contre, en avril, le taux de croissance de l'herbe tend à être en corrélation avec la densité du gazon. En mai et en juin, les rendements les plus élevés proviennent à nouveau des gazons les plus ouverts. L'auteur pense qu'à cette période de l'année, l'alimentation en azote, ou en eau, ou bien les deux peuvent être des facteurs limitants, si bien que ces gazons ouverts bénéficient d'une compétition moindre entre plantes vis-à-vis d'un de ces éléments ou des deux.

P. Ja.

Fejer (J. O.). — **Genetic and environmental components of the productivity of perennial ryegrass.** (Composantes génétiques et action du milieu dans l'étude de la productivité du ray-grass anglais). *New Zeal. J. of Agric. Res.*, **1**, 1, 86-103, 1958.

L'auteur a étudié les problèmes posés par l'hérédité quantitative chez le ray-grass anglais en analysant la variance :

1° de semis d'« automne » (mars 1952) et de « printemps » (août 1952) ;

2° de descendances de croisements diallèles et d'autofécondations, en plantes isolées ;

3° d'éclats,

de quatre plantes prises au hasard, dans une collection provenant de très vieilles pâtures de Nouvelle-Zélande. Excepté pour la première coupe (effectuée six semaines après la mise en place), les rendements des coupes successives furent en corrélation positive avec la production annuelle ; mais le faible degré de signification des coefficients montre qu'une seule coupe ne peut représenter valablement la production totale. D'ailleurs, le choix de cette coupe serait très difficile.

Le rapport nombre de talles-poids de la talle se révèle utile pour différencier les parents. Ce rapport, ainsi que le poids moyen de 100 grains et le degré d'autofertilité sont discutés au point de vue évolution saisonnière des plantes. L'auteur classe celles-ci en types suivant le rapport nombre de talles-poids de la talle qu'il appelle indice moyen de tallage. L'auteur insiste également sur le danger qu'il y a à utiliser des clones pour mettre en évidence l'action du milieu dans les études de génétique. Or, cette méthode de multiplication est très généralement utilisée, sans que l'on tienne compte de l'inhibition de croissance que l'on rencontre souvent chez les éclats.

Ces estimées d'héritabilité obtenues par l'auteur sont généralement faibles excepté pour le matériel provenant de semis d'« automne » ; mais les effets génétiques additifs sont relativement élevés.

Les interactions génotype-milieu, et l'insuffisance d'héritabilité qui en découle sont discutées.

Les différences entre croisements réciproques furent de quelque importance dans le matériel étudié mais aucun effet de dominance ne fut observé. Les manifestations de dépression dues à l'« inbreeding » ont été étudiées chez différentes plantes et pour plusieurs caractères. Malgré certaines différences de comportement, des corrélations positives ont été trouvées entre les autofécondations, les moyennes des parents, les moyennes maternelles et les croisements.

Par conséquent, quand des autofécondations peuvent être réalisées dans un matériel à fécondation croisée, elles peuvent être utilisées sans crainte.

P. J.

Mitchell (K. J.) et Soper (K.). — **Effects of differences in light intensity and temperature on the anatomy and development of leaves of** *Lolium perenne* **and** *Paspalum dilatatum*. (Effets de différences d'intensité lumineuse et de température sur l'anatomie et la croissance des feuilles de *L. p.* et *P. d.*). *New Zeal. J. of Agric. Res.*, **I**, 1, 1-16, 1958.

Des plantes de *L. p.* et *P. d.*, mises à germer dans des conditions uniformes de lumière et de température, ont été cultivées par la suite dans deux « milieux » différents aux points de vue lumière et température :

1° Lumière du jour à intensité normale, à 14°C ;

2° 20 p. 100 de la lumière du jour (par ombrage) à 24°C.

Au moment de l'apparition de la 5e feuille, quelques-unes des plantes de chaque « milieu » furent interverties. En lumière tamisée, à température élevée, les premiers limbes foliaires formés furent plus longs et moins larges que ceux se développant en pleine lumière, à basse température ; les mêmes différences se

rencontrèrent dans les feuilles ultérieures. La longueur des feuilles étant déterminée par le nombre de divisions cellulaires perpendiculaires à leur grand axe, l'élévation de température semble accroître le nombre de ces divisions. Chez les plantes changées de « milieu » en cours de croissance, les feuilles qui avaient commencé à s'allonger au-dessus du point végétatif au moment de l'inversion présentèrent des dimensions identiques à celles des feuilles formées et ayant crû, jusqu'à complet développement, dans les conditions de départ. Des autres résultats obtenus, les auteurs déduisent que les dimensions du point végétatif, et de l'ébauche foliaire ont peu d'influence sur la feuille adulte. En effet, les deux traitements comparés n'ont pas induit de grandes différences dans ces dimensions. Ces différences furent apparemment négligeables chez *L. p.* et non significatives chez *P. d.* Par contre, la largeur de la feuille fut déterminée en grande partie par le diamètre du méristème sous-apical. Au départ, un accroissement de ce diamètre provient de l'augmentation du nombre de cellules. En lumière tamisée à température élevée (par comparaison avec l'autre « milieu »), les limbes présentent une proportion plus élevée du tissu épidermique, de tissus de soutien autres et de tissu conducteur. La proportion de mésophylle est plus faible : environ 57 p. 100 contre 65 p. 100 chez *L. p.* Les cellules épidermiques inférieures sont plus longues (705 μ contre 455) mais moins volumineuses (266 Mμ^3 contre 314). Les cellules de la gaine des faisceaux, celles de l'épiderme supérieur sont également plus longues. Le volume des cellules du mésophylle est plus faible.

En cours de végétation, les plantes des espèces étudiées présentent, dans les conditions d'éclairage diffus, un arrêt de l'activité des méristèmes. Le niveau de nutrition hydrocarbonée joue probablement un certain rôle dans les expériences décrites. La similitude entre les changements morphologiques des feuilles induits par un tel éclairage et ceux dus à la gibberelline suggère qu'une substance qui en est voisine participe à la croissance des feuilles. Une telle hypothèse est étayée par la comparaison des résultats obtenus par suppression, soit des deux tiers des tissus photosynthétiques au moyen d'une défoliation partielle, soit de la même proportion de lumière du jour. Bien que la défoliation conduise à une réduction importante des dimensions du limbe foliaire et l'ombrage à un effet inverse, la similitude d'accroissement du poids sec, dans les deux cas, pendant une période de une à deux semaines suivant le traitement, indique que les disponibilités en hydrates de carbone sont les mêmes.

P. J.

WAID (J. J.). — **Distribution of fungi within the decomposing tissues of rye-grass roots.** (Répartition des champignons à l'intérieur des tissus en décomposition des racines de ray-grass). *Brit. Mycol. Soc. Trans.*, **40**, 3, 391-406, 1957.

Des racines de ray-grass (*Lolium perenne*), choisies à cause de leur facilité de dissection, ont été lavées par 10 passages dans l'eau stérilisée et transférées, soit intactes, soit après dissection, en fragments d'écorce externe ou d'écorce interne accompagnés du cylindre central, sur des milieux de culture.

Les populations mycéliennes de trois habitats radiculaires différents furent comparées : flore de la surface des racines, flore de l'écorce externe, issue de racines disséquées, flore de l'écorce interne et du cylindre central. La population la plus active provenait de la surface des racines. L'état de décomposition était proportionnel à l'accroissement de l'activité fongique dans chaque zone,

avec un certain décalage entre cet accroissement et le gradient d'activité rencontré en pénétrant vers les couches internes de l'écorce.

Ces résultats sont en accord avec les observations faites sur une base semi-quantitative par évaluation de la croissance des organismes sur un milieu à base d'agar.

La composition des populations hyphales était différente pour chaque zone. Ces premières colonies sont des champignons possédant une faible intensité saprophytique, parmi lesquels on trouve un endophyte non déterminé. Par la suite apparaissent des organismes doués d'un degré élevé de pouvoir saprophytique de compétition.

P. Ja.

Wit (F.). — **Tetraploid Italian ryegrass** (*Lolium multiflorum* Lam.). (Ray-grass d'Italie tétraploïde). *Euphytica*, **7**, 47-58, 1958.

Des ray-grass d'Italie tétraploïdes ont été obtenus, notamment en traitant des graines en germination, à 29°C, avec une solution de colchicine à 0,1 p. 100 pendant deux heures. La génération C_3, issue de sélection massale a été égale ou supérieure à la lignée de départ (99 à 102 p. 100 pour le rendement en première année), dans de petits essais réalisés dans différents types de sol. Cependant, même après un hiver doux, les gazons « tétraploïdes » sont moins fournis que les « diploïdes ». Des familles ont été obtenues qui se développent plus rapidement, sont plus résistantes à l'hiver, aux maladies cryptogamiques et aux accidents météorologiques que la lignée de départ. Différentes familles et une « variété synthétique » ont produit plus de matière sèche. Les familles sélectionnées sur la base de la fertilité et du rendement ont donné plus d'épillets par épis, un poids de mille grains plus élevé et un rendement en graines plus élevé par mètre carré. D'après ces résultats, l'auteur pense que le doublement des chromosomes est utilisable pour l'amélioration des ray-grass d'Italie.

P. J.

7. — Arboriculture fruitière.

Cooper (J. R.). — **Factors that influence production, size and quality of peaches.** (Facteurs intervenant sur la production, la taille et la qualité des pêches). *Fayetteville Agric. Exp. Sta.*, bull. n° 547, pp. 63, bibl. 54, 1955.

Cette brochure résume l'étude faite pendant une trentaine d'années sur la fructification des pêchers et leur végétation selon les conditions climatiques, et autres, dans lesquelles les arbres sont placés. La variété étudiée est *Elberta*.

Les chiffres indiqués sont très variables. C'est ainsi que suivant l'année, l'âge de l'arbre et la fumure, le pourcentage de boutons évoluant jusqu'au stade fruit mûr varie de 2,4 à 11,3 p. 100, tout en restant le plus souvent aux environs de 4 à 5 p. 100. De même, le pourcentage de fleurs nouant un fruit varie de 10,4 à 31,2 p. 100, la moyenne se situant aux environs de 20 p. 100. Pour les fruits, le pourcentage de fruits noués évoluant jusqu'à maturité oscille de 25,1 à 80,7 p. 100. Enfin, le pourcentage de fleurs donnant un fruit mûr est compris entre 7,3 et 14,4 p. 100.

Les premiers bourgeons à se développer, au printemps, sont ceux de l'extrémité de la pousse. Seuls, les 4 ou 5 bourgeons de l'extrémité se développent, les autres restent dormants à moins d'une application supplémentaire de fumure ou d'une coupe de la pousse principale.

La croissance terminale sur les nouvelles pousses continue rapidement jusqu'à la mi-juin. Elle commence alors à se ralentir et à la mi-juillet la croissance terminale sur les arbres normalement chargés est pratiquement achevée. L'accroissement du tronc en épaisseur continue encore pendant 4 à 6 semaines.

L'arrêt de la croissance terminale et le début de la période de repos commencent sur les pousses courtes à l'extrémité de l'arbre à la mi-juin et se trouvent pratiquement terminés sur les longues pousses au sommet de l'arbre à la mi-juillet.

Une taille sévère ou l'utilisation d'un excès d'azote dans la fumure retarde ce phénomène. Il est si retardé sur les jeunes arbres que le temps nécessaire fait défaut pour différencier et mûrir les bourgeons à fruit avant que le froid ne vienne contrarier la formation et l'accumulation des glucides.

La croissance s'arrête plus tôt sur les jeunes arbres après la plantation au verger parce que l'augmentation rapide du nombre des pousses en croissance réduit les quantités d'éléments nutritifs par pousse.

La première année où un jeune verger fleurit, la plupart des boutons peuvent tomber car ils ne s'étaient pas différenciés assez tôt pour être complètement mûrs avant l'automne et ils ne peuvent être fécondés.

Les boutons qui nouent dans de tels cas sont en général ceux qui sont situés sur de courtes pousses intérieures ayant de bonne heure leur croissance terminale.

L'arrêt de la croissance en juillet et l'initiation précoce des bourgeons à fruit dépendent de l'accumulation d'une quantité suffisante de glucides pour mettre l'arbre dans un état défavorable à une croissance végétative continue mais favorable à la différenciation des bourgeons.

L'arbre normal et vigoureux a une croissance végétative qui dure environ 80 à 90 jours puis il commence à entrer en repos. La période d'entrée en repos exige environ 30 jours.

La période d'accumulation la plus rapide des glucides se situe entre le commencement de la période de plein repos et le moment où les basses températures limitent la photosynthèse, à la mi-octobre. Elle se termine à la chute des feuilles. Un temps exceptionnellement chaud et sec au-dessus de 32°C semble limiter la photosynthèse de sorte que la fourniture en glucides après un été chaud et sec peut être considérablement réduite.

Un approvisionnement abondant en glucides est nécessaire pour assurer une quantité suffisante de bourgeons à fruit pour l'année suivante et pour prévenir les dégâts de froid sur bourgeons à bois et à fruit durant l'hiver.

Dans l'Arkansas, il s'écoule en moyenne 129 jours entre la floraison d'*Elberta* (19 mars) et sa date de demi-récolte (26 juillet). La durée moyenne de la récolte est de 14 jours.

Les premiers 10 jours après la pleine floraison correspondent à la période de nouaison. Une grande richesse du sol en azote est nécessaire à ce moment pour favoriser une abondante nouaison et une croissance précoce.

Pendant la première période de développement du fruit qui se poursuit jusqu'à environ 46 jours après la pleine floraison, le fruit grossit très vite. C'est aussi l'époque où les pousses réalisent la croissance la plus rapide. Durant cette période, les graines atteignent leur taille définitive ; sa fin est marquée par le début de durcissement de la graine au sommet.

La seconde période ou période de croissance lente est caractérisée par une croissance lente du fruit, le durcissement complet de l'enveloppe de la graine et le grossissement de l'amande ou cotylédon. Quelquefois, quand les conditions

sont contraires, cette phase est prolongée de plusieurs jours. Quand elles sont normales, elle dure environ 30 jours.

La troisième période est caractérisée par une croissance plus rapide de la chair et le développement de qualités caractéristiques : couleur, parfum, etc. Cette période dure normalement 55 jours mais peut être prolongée par des conditions défavorables telles que la sécheresse, de hautes températures ou la défeuillaison. Ce processus final exige beaucoup de glucides et d'humidité. L'absence de l'un ou l'autre de ces facteurs se traduit par une taille plus petite, une qualité et une couleur moins satisfaisante.

L'effet de diverses cultures de couverture :

1° Sur les besoins en azote des arbres et la production :

Une couverture de vesce permet de supprimer tout apport extérieur d'azote. Un excès d'azote se traduit par une faible coloration, une grande sensibilité au froid hivernal et des fruits de petite taille. Pendant les premières années de production, c'est le sol cultivé qui se classe en tête pour ce qui est du rendement.

2° Sur le stock azoté du sol :

Des tableaux et diverses considérations sont donnés à ce sujet.

3° Sur le maintien de l'humidité du sol :

En ce domaine, les différences entre les divers types d'entretien du sol sont peu marquées. Elles ne correspondent jamais à plus de 10 à 12 mm d'eau. Cette quantité suffit cependant à retarder d'une dizaine de jours le moment où les effets d'une période de sécheresse commencent à se faire sentir sur les arbres.

Il y a, cependant, une différence frappante dans l'effet des cultures de couverture sur l'humidité du sol. Ce fut observé lors de l'utilisation de l'eau près de l'époque de floraison, peu de temps avant que les cultures de couverture ne soient coupées. En 1950, au cours d'un printemps sec, où l'on faucha la végétation avec retard, on trouva que les cultures de couverture diminuaient la teneur en eau du sol à une profondeur considérable. A 1 m, sous le seigle, le sol contenait 4 p. 100 d'eau en moins que la zone correspondante sous le sol cultivé et à 1 m, sous la vesce, 1 p. 100 de moins.

Il faut donc couper tôt la végétation de couverture du sol.

J. H.

Lapins (K.) et Nash (S. W.). — **Discriminant function analysis in identification of peach varieties in nursery trees.** (Analyse de la fonction discriminante pour l'identification des variétés de pêchers en pépinières). *Canad. J. Plant Sci.*, **37**, 1, 12-25, 1957, bibl. 12.

Les mesures d'échantillons de 20 feuilles ont généralement donné des différences significatives entre variétés à un endroit déterminé.

Mais les valeurs moyennes des différentes variétés se recoupaient fréquemment lorsque l'on comparait des échantillons d'endroits ou d'années différents, rendant ainsi l'identification impossible si les variétés étaient comparées caractère par caractère.

La plus grande partie de l'article est consacrée à l'exposé de la méthode mathématique utilisée pour l'étude par analyse de fonction discriminante des échantillons de feuilles définis dans l'article précédent (5 variétés — 5 situations — 3 années).

L'analyse complète suivant cette méthode aboutit à l'établissement de cinq fonctions discriminantes par variété qui définissent la direction et la longueur de 5 axes sur lesquels est mesuré l'ensemble de la variation de chaque échantillon.

Ces 5 axes sont les axes principaux de l'espace à 5 dimensions défini par les 5 mesures réalisées sur chaque feuille. Mais 98 p. 100 de la variation totale peuvent être répartis sur 2 axes seulement ; l'analyse de chaque échantillon se limite donc au calcul de deux fonctions discriminantes qui permettent de définir ces deux axes principaux et de déterminer dans ce système les coordonnées du point représentatif de chaque variété.

Ces points représentatifs variétaux sont réunis deux à deux. On trace la médiatrice de chacun des segments ainsi obtenus. Les points d'intersection de ces droites permettent de déterminer dans le plan cinq régions. Chacune de ces régions contient le « point caractéristique » d'une des cinq variétés.

La détermination d'une variété inconnue (qui doit toutefois être l'une des cinq variétés étudiées) s'effectue de la façon suivante :

1. Récolte de 20 feuilles de la variété à déterminer ;

2. Mesure de 5 éléments de chacune des feuilles et calcul des moyennes correspondantes ;

3. Calcul à l'aide de ces moyennes de deux fonctions discriminantes — ce calcul permet de déterminer deux coordonnées qui sont celles de l'échantillon étudié ;

4. On porte enfin le point ainsi déterminé sur le plan divisé en régions précédemment défini. La région du plan où se trouve placé le point en question est celle d'une des variétés. C'est celle de l'échantillon que nous voulions déterminer.

Du fait de l'influence très grande des conditions de milieu sur les caractéristiques foliaires, l'auteur a dû apporter un complément à sa méthode pour lui donner une valeur plus générale.

Il a remarqué et mis en évidence statistiquement que l'influence du milieu sur les caractéristiques foliaires s'exerçait dans le même sens et avec une valeur du même ordre sur toutes les variétés.

Pour pouvoir déterminer en tout temps et en tout lieu une des cinq variétés étudiées, il est donc nécessaire d'avoir dans chaque pépinière une variété témoin facilement reconnaissable par d'autres procédés. On détermine alors pour chaque pépinière la déviation causée par le milieu aux coordonnées du « point caractéristique » de la variété témoin.

La valeur de cette déviation est utilisée comme correction pour les coordonnées des échantillons inconnus calculées par la méthode d'analyse de la fonction discriminante.

En utilisant cette méthode et en prenant la variété *Valiant* comme témoin, l'auteur n'a commis que 16 p. 100 d'erreurs sur un ensemble de 75 déterminations. Ce taux pourrait d'ailleurs être réduit en utilisant des échantillons de 40 ou 50 feuilles au lieu des échantillons de 20 feuilles qui ont servi à ce travail.

L'auteur précise cependant que ces résultats ne sont valables que pour les cinq variétés étudiées et ne permettent pas de préjuger qu'il en serait de même avec d'autres variétés ou avec un nombre plus élevé de variétés.

J. H.

Modlibowska (I.). — Le problème des gelées printanières et la culture fruitière. *Congr. Pomol. Namur*, 83-111, bibl. 17, 1957.

1° Les dégâts causés par les gelées.
2° Le mécanisme de la congélation.
3° La résistance aux gelées des espèces et variétés fruitières.
4° Quelques méthodes de lutte contre les gelées.

Dans la première partie de l'exposé l'auteur décrit les dommages observés sur les organes de multiplication suivant le stade de développement atteint au moment de la gelée :

— au stade bouton vert, la gelée provoque la mort des styles et quelquefois aussi celle des étamines et de l'ovaire. Un tel bouton ne peut se développer sauf s'il s'agit d'une variété parthénocarpique ;

— au stade de la pleine floraison, les styles sont également les organes affectés en premier lieu par le froid. La mort des styles à ce stade empêche également la nouaison ;

— au stade de jeunes fruits verts, les dégâts ne sont visibles que quelques jours après la gelée. On peut également observer divers types de dégâts au moment de la récolte. Ces dommages peuvent se grouper en deux types principaux : déformation du fruit et subérification de certaines zones.

La seconde partie correspond aux commentaires du film présenté au Congrès pomologique.

Ce film reproduisait la marche de la congélation et du dégel sur divers tissus végétaux. La progression du gel dans le tissu, les effets protecteurs de la surfusion du contenu cellulaire, l'état des cellules après le dégel sont très soigneusement décrits.

La troisième partie de ce travail est consacrée au problème de la résistance aux gelées printanières. Le dispositif expérimental adopté pour cette étude est décrit et les divers facteurs intrinsèques et extrinsèques de la résistance rapidement examinés. La sensibilité relative des différentes espèces fruitières a pu être précisée ainsi que le stade de sensibilité maximum des organes floraux de quelques espèces et variétés. Cette étude a permis de mettre une fois de plus en évidence l'absence de seuils de température critiques pour les espèces et les variétés.

La dernière partie, enfin, traite de quelques aspects de la lutte contre les gelées et en particulier de la protection des arbres fruitiers par aspersion d'eau sur les organes végétaux pendant la durée du gel.

Des fleurs de cerisier épanouies ont été protégées par une carapace de glace formée pendant 9 heures d'arrosage à la température minimum de — 3,9°C. L'auteur considère que pour les gelées qui se produisent habituellement en Angleterre une précipitation de 3 à 4 mm par heure suffit à assurer une bonne protection.

L'article se termine par quelques considérations économiques sur l'utilisation pratique du système d'arrosage automatique utilisé à East Malling pour la protection contre les gelées. Un tel dispositif ne semble convenable que s'il peut être utilisé pour l'irrigation pendant l'été.

J. H.

8. — Vigne.

Breviglieri (Nino). — **Ricerche sulla differenziazione delle gemme e sulla micro e macrosporogenese nel « Sangiovese » nel « Canaiolo », nel « Trebbiano » e nella « Malvasia del Chianti ».** (Recherches sur la différenciation des bourgeons et sur la micro et macrosporogénèse chez le Sangiovese, le Canaiolo, le Trabbiano et la Malboisie de Chianti). *Atti dell' Accademia Italiano della vite e del vino. Vol.* VIII, 24 pp., 1956.

L'auteur a entrepris des recherches histologiques et cytologiques pour déterminer les phases de différenciation des bourgeons floraux et le dévelop-

pement des rameaux et des fleurs. Ces études ont porté sur 4 variétés de *Vitis vinifera* d'origine italienne : *Sangiovese, Canaiolo, Trebbiano, Malvasia.*

L'auteur a mis au point une méthode de fixation des bourgeons et d'inclusion à la paraffine.

Des observations portant sur plusieurs années ont montré que l'initiation de la grappe primordiale se produit tous les ans sensiblement à la même date, dans la deuxième quinzaine de mai pour les cépages envisagés. L'apex se divise en deux lobes qui évoluent et se transforment l'un en feuille primordiale, l'autre en grappe primordiale de forme cylindrique. L'apparition de la deuxième grappe se situe deux semaines après celle de la première. Au début du mois de juillet, l'initiation de une ou deux grappes primordiales s'est produite dans plusieurs bourgeons du sarment.

Le développement de la fleur a fait également l'objet de recherches. Les pièces florales se développent dans l'ordre suivant : sépales, pétales, pistils et étamines. La méiose dans les cellules mères du pollen se situe au même moment que le début du développement de l'ovule.

De nombreuses illustrations montrent les différentes phases de l'initiation des ébauches florales et du développement des bourgeons.

R. P.

Eichelsbacher (N. M.). — **Ein genetisch-züchterischer Vergleich der Rebensorten Riesling, Silvaner und Müller-Thurgau.** (Comparaison des variétés de vigne Riesling, Silvaner et Müller-Thurgau du point de vue de la génétique et de l'amélioration des plantes). *Gartenbauwissenschaft*, **22**, (4) 1, 99-139, 1957.

La variété *Müller-Thurgau* occupe 20 p. 100 en surface du vignoble franconien. Elle a longtemps été tenue pour un descendant du croisement *Riesling Silvaner* fait en 1882 par Müller-Thurgau à Geisenheim. Cette hypothèse a été mise en doute par H. Breider. L'auteur a comparé les trois variétés. Une courte introduction historique montre les possibilités d'erreur sur l'origine de la variété. Elle précède des indications sur les méthodes de mesure des feuilles et sur le matériel utilisé, et une description des variétés étudiées.

L'étude est divisée en deux parties : dans la première les différences morphologiques et physiologiques entre les trois variétés sont étudiées. Ce sont la forme des feuilles, leur découpure, la maturité du bois, la longueur des entre-nœuds, la coloration et la pilosité du bourgeonnement.

L'autre partie est une comparaison entre les descendances en autofécondation et en croisement réciproque, des trois variétés et d'un hybride *Riesling* × *Silvaner* authentique.

La comparaison des distributions de fréquence des caractères utilisés précédemment dans ces descendances ne laisse aucun doute : l'origine du *Müller-Thurgau* est douteuse. Ce n'est certainement pas un *Riesling* × *Silvaner.*

M. R.

Kozma (P.). — **Étude sur la variabilité et la fécondité des types floraux du cépage Kadarka.** *Acta agronomica acad. scient. Hungaricae*, t. V, fasc. 3/4, 301-391, 1956.

L'auteur décrit sur le cépage *Kadarka* une série de 13 types floraux normaux ou anormaux différents et étudie les fluctuations de ces types à l'intérieur de l'inflorescence sur une même souche et au cours des années.

Il constate que les types floraux gynoïdes et androïdes sont les plus sujets à fluctuation alors que les hermaphrodites sont les plus stables.

Il étudie la probabilité de fécondation des divers types et met en évidence une certaine corrélation entre les découpures foliaires et les types floraux.

Ces observations permettent de mettre au point une méthode de sélection rapide du cépage.

L. L.

Kozma (P.). — **Action du système de taille (charge) et du nombre des feuilles sur le pouvoir de fonctionnement des fleurs de la vigne.** *Acta agronomica acad. scient. Hungaricae*, t. VIII, fasc. 3, 175-200, 1957.

Le degré de développement de l'ovaire et de l'androcée, donc leur pouvoir fonctionnel, se modifient en proportion de la charge et de l'effeuillage pratiqué 2 à 3 semaines avant floraison. Le rapport longueur de l'ovaire sur longueur du filet diminue lorsque la charge est accrue.

Sous l'effet de charges élevées, la fleur hermaphrodite est donc le siège d'un processus de masculinisation : augmentation du pouvoir germinatif du pollen et diminution de la fécondité ovarienne.

Ces observations confirment la théorie selon laquelle la fleur hermaphrodite des cépages cultivés s'est développée à partir de la fleur physiologiquement mâle des vignes sauvages sous l'effet en particulier des conditions alimentaires. Les modifications imputables au milieu sont d'ailleurs plus sensibles sur l'ovaire que sur l'androcée.

Chaque type floral a une évolution qui lui est propre. La taille aura comme but de déterminer l'état floral le mieux approprié.

L. L.

9. — Plantes horticoles.

Gunther (E.). — **Frühreife Erdbeeren nach Kreuzung mit** *Fragaria platypetala* **Rybd.** (Obtention de fraisiers précoces par croisement avec *Fragaria platypetala* Rybd.). *Der Züchter*, **28**, 3, 144-146, 1958.

Des croisements ont été réalisés entre le fraisier cultivé : *Fragaria ananassa* et *Fragaria platypetala*, espèce originaire d'Amérique du Nord, intéressante par sa résistance au froid et à la sécheresse et sa grande précocité de floraison.

Ces deux espèces possèdent le même nombre de chromosomes et s'hybrident sans aucune difficulté.

En croisant *F. platypetala* avec des variétés cultivées précoces, on obtient des hybrides possédant la précocité de *F. platypetala*, un parfum agréable et une résistance aux gelées printanières supérieure à celle des variétés cultivées.

Malheureusement la production de ces hybrides est faible et la taille de leurs fruits insuffisante.

G. R.

Newton (W.) and Van Adrichem (M. C. J.). — **Resistance to verticillium wilt in F_1 generations of self-fertilized species of** *Fragaria*. (Résistance à la verticilliose chez la première génération d'autofécondation de plusieurs espèces de *Fragaria*). *Canad. J. Bot.* **36**, 3, 297-299, 1958.

Aucune variété cultivée de fraisier n'est résistante à la verticilliose. Il faut donc rechercher des géniteurs pour la résistance chez des espèces sauvages.

Des infections artificielles, par immersion dans une suspension de spores

ont été faites à trois reprises, à deux mois d'intervalle, sur des plantules issues de graines provenant d'autofécondations réalisées sur les espèces de *Fragaria* suivantes : *F. vesca semperflorens, F. bracteata, F. orientalis, F. yukonensis, F. ovalis, F. virginiana* et *F. chiloensis*.

Les plantules n'ayant montré aucun symptôme de verticilliose après les trois infections successives sont considérées comme résistantes.

De telles plantules ont été trouvées dans la descendance de *F. chiloensis* (20 p. 100), de *F. ovalis* (11 p. 100) et de *F. yukonensis* (6 p. 100).

G. R.

II. — Divers.

FARRAR (R. F.). — **Seed content of triploid Hops : further investigations.** (Teneur en graines des houblons triploïdes : nouvelles recherches). *Department of Hop Research, Wye College — Annual Report* — p. 50-59, 1957.

On a déterminé le contenu en graines des cônes de la variété « *Fuggles* » et « *Bullion* » diploïdes et celui de plantes triploïdes obtenues à partir de cette variété. Le contenu en graines a été exprimé soit par le nombre des grains par cône avec dénombrement des bractées et des bractéoles, soit par le pourcentage en poids dans les échantillons. La méthode commerciale américaine de séparation des graines, plus rapide, a été comparée à la simple dissection des cônes à la main : la méthode américaine donne des résultats plus faibles.

Cette étude a permis de constater que les triploïdes contiennent beaucoup moins de graines que les diploïdes alors que le nombre de bractéoles (nombre de fleurs) est semblable ; mais des échantillons de houblons continentaux « seedless » ont montré un contenu en graines encore inférieur à la moyenne des triploïdes.

Il faudrait donc préciser, pour une utilisation éventuelle des triploïdes dans certaines fabrications où l'on fait appel aux houblons continentaux « seedless », quel est le taux de graines qui ne constitue pas un réel désavantage.

G. M.

NEVE (R. A.). — **Inheritance of Resin characters in Hops. II. Triploid Seedlings of Fuggle.** (Transmission du caractère « résines » chez les Houblons. II. Triploïdes de Fuggle). *Department of Hop Research, Wye College. Annual Rreport,* p. 43-49, 1957.

On a déterminé les teneurs en résines de plantes triploïdes issues d'hybridation entre « Fuggle N tétraploïde » et six mâles tolérants au Wilt (*Verticillium*).

Les valeurs moyennes des familles sont dans tous les cas plus élevées que dans le parent « Fuggle » ; la plus grande part de cette différence peut être expliquée par l'effet direct de la plus faible teneur en graines de plantes triploïdes.

On constate entre les familles de petites différences qui indiquent la valeur relative des divers parents mâles dans la transmission du caractère teneur en résines.

La variation à l'intérieur de familles et entre elles permet de penser que le contrôle génétique du caractère résines est le fait d'un grand nombre de gènes dont chacun a une faible action.

L'importance de ces résultats pour le programme d'amélioration du Houblon à Wye est discutée.

G. M.

WILLIAMS (I. H.). — **Physiological Problems of Hop Cultivation.** (Problèmes physiologiques de la Culture du Houblon). *Annual Report. Department of Hop Research, Wye College*, p. 137-141, 1957.

L'auteur donne d'abord une définition générale de ce qu'on nomme « physiologie de la production » : étude de la croissance et du développement en fonction du milieu et de la constitution génétique de la plante.

Suivent ensuite des considérations sur le milieu et principalement les facteurs climatiques à long terme et météorologiques à court terme auxquels le houblon doit être adapté, tant pour assurer sa pérennité que pour réaliser à l'optimum son cycle annuel : croissance, naissance des cônes, maturité, dormance. Cette adaptation dépend pour beaucoup de la constitution génétique de la plante.

Les variétés présentent aussi des différences importantes qui interviennent sur le rendement, la résistance aux maladies ou les procédés de culture.

Les études de physiologie ont pour but chez le houblon d'établir jusqu'à quel point jouent dans la croissance et le développement le facteur variété et les facteurs du milieu, pour finalement établir dans quelle mesure on peut agir sur ces facteurs en modifiant les méthodes de culture.

L'auteur signale aussi quelques problèmes actuels posés par la cueillette mécanique : recherche de variétés à rameaux latéraux courts bien répartis le long des tiges, trouble apporté dans la migration des réserves par la coupe des lianes, et indique l'intérêt d'études destinées à préciser l'influence des facteurs météorologiques à court terme durant le cycle annuel et à faciliter d'éventuelles interventions (protection contre le vent, irrigation, etc.).

G. M.

ZATTLER (F.). — **Uber eine Blattbräunung und Blattrollung beim Hopfen im Juni 1958.** (Brunissement et enroulement de feuilles chez le Houblon en juin 1958). *Praktische Blätter für Pflanzenbau und Pflanzenschutz.* Fascicule 4, p. 115-133, 1958.

Dans un grand nombre de houblonnières allemandes, on a observé sur les feuilles situées à 1,50 m-2 m du sol, une coloration brune et un enroulement des bords, consécutifs au froid survenu dans la nuit du 11 au 12 juin : chute brusque de la température et diminution du degré hygrométrique agissant sur des plantes mouillées de pluie.

Toutes les variétés n'ont pas manifesté la même sensibilité : *Saaz, Tettnang, Hallertau* ont été les plus touchées tandis que *Hersbrücker Späthopfen, Elsässer* ne l'étaient pas.

Des essais ultérieurs de refroidissement artificiel des plantes, des déterminations de la teneur en sels minéraux (N, P, K, Ca et Mg) et de la pression osmotique, des mesures de transpiration et d'assimilation ont apporté des informations complémentaires sur le comportement différent des feuilles supérieures, moyennes et inférieures.

G. M.

Le Directeur-Gérant : B. LACLAVIÈRE.

Imprimerie Bussière à Saint-Amand (Cher), France. — 29-5-1959.

Dépôt légal : 2e trimestre 1959 *N° d'impression : 378*

SUR LA COMPARAISON DES MOYENNES DANS LES ESSAIS VARIETAUX

PAR

M. RIVES

Station de recherches viticoles, et d'Arboriculture fruitière C. R. A., du Sud-Ouest, Pont de la Maye.

PLAN DU MÉMOIRE

I. — **La méthode de la « plus petite différence significative »**

a) Description.
b) Rangement des moyennes et valeur du *t*.

II. — **Données statistiques d'un critère.**

a) Hypothèses sur les données.
b) Hypothèses nulles et décisions.
c) Erreurs de type I, erreurs de type II.
d) Puissance d'un critère.
e) Seuils de signification, seuils de protection.

III. — **Les critères possibles.**

a) *t* employé seul.
b) *t* protégé par le *F*.
c) Critère de KEULS-NEWMAN.
d) Critère de TUKEY à *range* multiple.
e) Critère de DUNCAN.

IV. — **Modalités pratiques d'application du critère de Duncan.**

a) Cas général.
b) Cas spéciaux.
c) Cas de l'analyse de covariance.
d) Blocs incomplets balancés.
e) Lattices.
f) Nombre inégaux de répétitions.

V. — **Conclusion.**

Dans ce qui suit, nous avons l'intention de discuter de l'interprétation statistique des essais et en particulier des essais de variétés. Notre but est de démontrer qu'il n'est pas possible d'appliquer le critère t au jugement des différences entre les moyennes, et de présenter un certain nombre d'autres critères qui ont été récemment mis au point pour le remplacer.

L'un d'eux, le critère de DUNCAN, joint à une grande simplicité d'emploi, l'avantage d'être celui qui a été étudié le plus à fond dans ses aspects théoriques. C'est le seul dont l'application pratique ait été développée pour presque tous les cas qui peuvent nous intéresser.

I. — LA MÉTHODE DE LA « PLUS PETITE DIFFÉRENCE SIGNIFICATIVE ».

a) Description.

Dans un essai en blocs, l'analyse de la variance conduit à calculer deux estimations de la variance des données, le carré moyen « traitement » s_t^2 et le carré moyen de l'erreur s_e^2.

L'utilisation du critère F, qui consiste à calculer le rapport $F = \frac{s_t^2}{s_e^2}$ et à comparer la valeur obtenue à celle de la table, revient à juger de la validité d'une hypothèse de base que l'on appelle l'hypothèse nulle, ou hypothèse d'homogénéité.

C'est l'hypothèse que la population des moyennes de traitements μ_1, μ_2,..., μ_v est *homogène*, c'est-à-dire que ces moyennes théoriques sont identiques et que leurs estimées m_1, m_2,... m_v ne diffèrent que par l'effet du hasard d'échantillonnage.

Quand l'hypothèse nulle est vérifiée, les deux carrés moyens sont égaux, aux erreurs d'échantillonnage près, et leur rapport ne dépasse la valeur de la table que dans un pourcentage donné des cas.

Quand cette valeur est dépassée, on convient de considérer que l'hypothèse nulle n'est pas vérifiée par l'essai, et qu'elle doit être rejetée. Dès lors on peut dire que la population des moyennes n'est pas homogène sans toutefois pouvoir désigner au moyen du seul critère F, les différences entre ces moyennes qui sont significatives.

Dans la méthode de la « plus petite différence significative », qui emploie le critère t, on compare successivement toutes les différences possibles à une valeur calculée à partir du carré moyen de l'erreur et de la valeur du t des tables, et l'on considère que toute différence supérieure à cette « plus petite différence significative » est significative.

Cependant il convient d'observer qu'à partir du moment où le critère F est significatif, les valeurs numériques des estimées des moyennes

prennent un sens nouveau. Alors que, tant que l'hypothèse nulle n'était pas infirmée, on pouvait considérer que ces valeurs ne différaient que par des erreurs d'échantillonnage, et qu'elles ne constituaient qu'autant d'estimées d'une moyenne unique μ_0, on doit maintenant considérer qu'elles constituent les estimées de moyennes vraies $\mu_1, \mu_2, \ldots, \mu_v$, dont un certain nombre au moins sont différentes.

On doit donc alors supposer que l'ordre de rangement des estimées de ces moyennes par valeurs croissantes constitue la meilleure estimation de l'ordre des moyennes vraies.

b) **Rangement des moyennes et valeur du t.**

On dit que l'obtention d'un critère F significatif a permis *d'ordonner* les moyennes (ou de les ranger) et de ce fait, les différences observées entre les moyennes prennent un tout autre sens qu'avant. En effet, une différence quelconque entre deux moyennes m_i et m_j ne suit plus la loi des probabilités du t qui est en effet basée sur la comparaison de deux échantillons indépendants et tirés au hasard, mais une loi de probabilité qui dépend entre autres du nombre des moyennes que le rangement par ordre de valeurs croissantes a intercalé entre m_i et m_j.

Cette loi de probabilité est celle de la différence entre les moyennes extrêmes d'un échantillon de k moyennes. Cette différence entre les extrêmes est ce qu'on appelle le *range* ou étendue de l'échantillon. Or la loi des probabilités du *range* diffère considérablement de celle du t qui n'en est que le cas particulier où l'échantillon ne contient que deux moyennes.

Un exemple de FEDERER permet de mesurer les erreurs qu'on est amené à faire en appliquant la critère t à une série de moyennes ordonnées. Avec 40 degrés de liberté pour l'erreur, en utilisant $t_{0,05}$ pour éprouver la différence entre la plus grande moyenne et la plus petite, la probabilité d'erreurs (de type 1) est de 27 p. 100 pour cinq traitements, 59 p. 100 pour dix traitements et 86 p. 100 pour vingt traitements, au lieu des 5 p. 100 à quoi correspond la valeur du seuil quand il n'y a que deux traitements, c'est-à-dire quand on est dans les conditions d'application correctes du critère t.

Inversement, un exemple de KEULS (1952) montre les valeurs que peut prendre le *range* par opposition aux « plus petites différences significatives » calculées à partir des valeurs de t des tables. Dans son exemple $s_e^2 = 11,15$ avec $f = 24$ degrés de liberté, ce qui donne :

$$\Delta_{0,05:24} = 18,80 \qquad (1)$$

pour la plus petite différence significative. En même temps le calcul de la valeur moyenne du *range* de l'échantillon des 13 moyennes de son essai donne 21,5. Cela signifie que dans un essai à blanc avec treize fois la même variété et avec les mêmes chiffres, on a en moyenne, toujours au

TABLEAU I

Ranges réduits significatifs au seuil 0,05 (Z_k)

n_2 ↓ / p →	2	3	4	5	6	7	8	9	10	12	14	16	18	20	50	100
1	18,0	18,0	18,0	18,0	18,0	18,0	18,0	18,0	18,0	18,0	18,0	18,0	18,0	18,0	18,0	18,0
2	6,09	6,09	6,09	6,09	6,09	6,09	6,09	6,09	6,09	6,09	6,09	6,09	6,09	6,09	6,09	6,09
3	4,50	4,50	4,50	4,50	4,50	4,50	4,50	4,50	4,50	4,50	4,50	4,50	4,50	4,50	4,50	4,50
4	3,93	4,01	4,02	4,02	4,02	4,02	4,02	4,02	4,02	4,02	4,02	4,02	4,02	4,02	4,02	4,02
5	3,64	3,74	3,79	3,83	3,83	3,83	3,83	3,83	3,83	3,83	3,83	3,83	3,83	3,83	3,83	3,83
6	3,46	3,58	3,64	3,68	3,68	3,68	3,68	3,68	3,68	3,68	3,68	3,68	3,68	3,68	3,68	3,68
7	3,35	3,47	3,54	3,58	3,60	3,61	3,61	3,61	3,61	3,61	3,61	3,61	3,61	3,61	3,61	3,61
8	3,26	3,39	3,47	3,52	3,55	3,56	3,56	3,56	3,56	3,56	3,56	3,56	3,56	3,56	3,56	3,56
9	3,20	3,34	3,41	3,47	3,50	3,52	3,52	3,52	3,52	3,52	3,52	3,52	3,52	3,52	3,52	3,52
10	3,15	3,30	3,37	3,43	3,46	3,47	3,47	3,47	3,47	3,47	3,47	3,47	3,47	3,48	3,48	3,48
11	3,11	3,27	3,35	3,39	3,43	3,44	3,45	3,46	3,46	3,46	3,46	3,46	3,47	3,48	3,48	3,48
12	3,08	3,23	3,33	3,36	3,40	3,42	3,44	3,44	3,46	3,46	3,46	3,46	3,47	3,48	3,48	3,48
13	3,06	3,21	3,30	3,35	3,38	3,41	3,42	3,44	3,45	3,45	3,46	3,46	3,47	3,47	3,47	3,47
14	3,03	3,18	3,27	3,33	3,37	3,39	3,41	3,42	3,44	3,45	3,46	3,46	3,47	3,47	3,47	3,47
15	3,01	3,16	3,25	3,31	3,36	3,38	3,40	3,42	3,43	3,44	3,45	3,46	3,47	3,47	3,47	3,47
16	3,00	3,15	3,23	3,30	3,34	3,37	3,39	3,41	3,43	3,44	3,45	3,46	3,47	3,47	3,47	3,47
17	2,98	3,13	3,22	3,28	3,33	3,36	3,38	3,40	3,42	3,44	3,45	3,46	3,47	3,47	3,47	3,47
18	2,97	3,12	3,21	3,27	3,32	3,35	3,37	3,39	3,41	3,43	3,45	3,46	3,47	3,47	3,47	3,47
19	2,96	3,11	3,19	3,26	3,31	3,35	3,37	3,39	3,41	3,43	3,44	3,46	3,47	3,47	3,47	3,47
20	2,95	3,10	3,18	3,25	3,30	3,34	3,36	3,38	3,40	3,43	3,44	3,46	3,46	3,47	3,47	3,47
22	2,93	3,08	3,17	3,24	3,29	3,32	3,35	3,37	3,39	3,42	3,44	3,45	3,46	3,47	3,47	3,47
24	2,92	3,07	3,15	3,22	3,28	3,31	3,34	3,37	3,38	3,41	3,44	3,45	3,46	3,47	3,47	3,47
26	2,91	3,06	3,14	3,21	3,27	3,30	3,34	3,36	3,38	3,41	3,43	3,45	3,46	3,47	3,47	3,47
28	2,90	3,04	3,13	3,20	3,26	3,30	3,33	3,35	3,37	3,40	3,43	3,45	3,46	3,47	3,47	3,47
30	2,89	3,04	3,12	3,20	3,25	3,29	3,32	3,35	3,37	3,40	3,43	3,44	3,46	3,47	3,47	3,47
40	2,86	3,01	3,10	3,17	3,22	3,27	3,30	3,33	3,35	3,39	3,42	3,44	3,46	3,47	3,47	3,47
60	2,83	2,98	3,08	3,14	3,20	3,24	3,28	3,31	3,33	3,37	3,40	3,43	3,45	3,47	3,48	3,48
100	2,80	2,95	3,05	3,12	3,18	3,22	3,26	3,29	3,32	3,36	3,40	3,42	3,45	3,47	3,53	3,53
∞	2,77	2,92	3,02	3,09	3,15	3,19	3,23	3,26	3,29	3,34	3,38	3,41	3,44	3,47	3,61	3,67

Extrait de *Biometrics* (mars 1955) avec la permission de l'auteur et de l'éditeur.

TABLEAU II

Ranges réduits significatifs au seuil 0,01(Z_k).

$\downarrow n_2$ $p\rightarrow$	2	3	4	5	6	7	8	9	10	12	14	16	18	20	50	100
1	90,0	90,0	90,0	90,0	90,0	90,0	90,0	90,0	90,0	90,0	90,0	90,0	90,0	90,0	90,0	90,0
2	14,0	14,0	14,0	14,0	14,0	14,0	14,0	14,0	14,0	14,0	14,0	14,0	14,0	14,0	14,0	14,0
3	8,26	8,5	8,6	8,7	8,8	8,9	8,9	9,0	9,0	9,0	9,1	9,2	9,3	9,3	9,3	9,3
4	6,51	6,8	6,9	7,0	7,1	7,1	7,2	7,2	7,3	7,3	7,4	7,4	7,5	7,5	7,5	7,5
5	5,70	5,96	6,11	6,18	6,26	6,33	6,40	6,44	6,5	6,6	6,6	6,7	6,7	6,8	6,8	6,8
6	5,24	5,51	5,65	5,73	5,81	5,88	5,95	6,00	6,0	6,1	6,2	6,2	6,3	6,3	6,3	6,3
7	4,95	5,22	5,37	5,45	5,53	5,61	5,69	5,73	5,8	5,8	5,9	5,9	6,0	6,0	6,0	6,0
8	4,74	5,00	5,14	5,23	5,32	5,40	5,47	5,51	5,5	5,6	5,7	5,7	5,8	5,8	5,8	5,8
9	4,60	4,86	4,99	5,08	5,17	5,25	5,32	5,36	5,4	5,5	5,5	5,6	5,7	5,7	5,7	5,7
10	4,48	4,73	4,88	4,96	5,06	5,13	5,20	5,24	5,28	5,36	5,42	5,48	5,54	5,55	5,55	5,55
11	4,39	4,63	4,77	4,86	4,94	5,01	5,06	5,12	5,15	5,24	5,28	5,34	5,38	5,39	5,39	5,39
12	4,32	4,55	4,68	4,76	4,84	4,92	4,96	5,02	5,07	5,13	5,17	5,22	5,24	5,26	5,26	5,26
13	4,26	4,48	4,62	4,69	4,74	4,84	4,88	4,94	4,98	5,04	5,08	5,13	5,14	5,15	5,15	5,15
14	4,21	4,42	4,55	4,63	4,70	4,78	4,83	4,87	4,91	4,96	5,00	5,04	5,06	5,07	5,07	5,07
15	4,17	4,37	4,50	4,58	4,64	4,72	4,77	4,81	4,84	4,90	4,94	4,97	4,99	5,00	5,00	5,00
16	4,13	4,34	4,45	4,54	4,60	4,67	4,72	4,76	4,79	4,84	4,88	4,91	4,93	4,94	4,94	4,94
17	4,10	4,30	4,41	4,50	4,56	4,63	4,68	4,72	4,75	4,80	4,83	4,86	4,88	4,89	4,89	4,89
18	4,07	4,27	4,38	4,46	4,53	4,59	4,64	4,68	4,71	4,76	4,79	4,82	4,84	4,85	4,85	4,85
19	4,05	4,24	4,35	4,43	4,50	4,56	4,61	4,64	4,67	4,72	4,76	4,79	4,81	4,82	4,82	4,82
20	4,02	4,22	4,33	4,40	4,47	4,53	4,58	4,61	4,65	4,69	4,73	4,76	4,78	4,79	4,79	4,79
22	3,99	4,17	4,28	4,36	4,42	4,48	4,53	4,57	4,60	4,65	4,68	4,71	4,74	4,75	4,75	4,75
24	3,96	4,14	4,24	4,33	4,39	4,44	4,49	4,53	4,57	4,62	4,64	4,67	4,70	4,72	4,74	4,74
26	3,93	4,11	4,21	4,30	4,36	4,41	4,46	4,50	4,53	4,58	4,62	4,65	4,67	4,69	4,73	4,73
28	3,91	4,08	4,18	4,28	4,34	4,39	4,43	4,47	4,51	4,56	4,60	4,62	4,65	4,67	4,72	4,72
30	3,89	4,06	4,16	4,22	4,32	4,36	4,41	4,45	4,48	4,54	4,58	4,61	4,63	4,65	4,71	4,71
40	3,82	3,99	4,10	4,17	4,24	4,30	4,34	4,37	4,41	4,46	4,51	4,54	4,57	4,59	4,69	4,69
60	3,76	3,92	4,03	4,12	4,17	4,23	4,27	4,31	4,34	4,39	4,44	4,47	4,50	4,53	4,66	4,66
100	3,71	3,86	3,98	4,06	4,11	4,17	4,21	4,25	4,29	4,35	4,38	4,42	4,45	4,48	4,64	4,65
∞	3,64	3,80	3,90	3,98	4,04	4,09	4,14	4,17	4,20	4,26	4,31	4,34	4,38	4,41	4,60	4,68

Extrait de *Biometrics* (mars 1955) avec la permission de l'auteur et de l'éditeur.

moins une différence significative en utilisant le critère t. Cela fait passer le seuil de 5 p. 100 à 100 p. 100.

Il apparaît donc nécessaire d'abandonner l'utilisation du critère dans ces interprétations. Il faut d'ailleurs noter que FISHER lui-même, dont un paragraphe est à la base de cette pratique, ne le proposait que de manière tout à fait incidente. Il a donné une méthode pour le cas où le F n'est pas significatif. Elle revient à tenir compte du fait que dans un échantillon de v moyennes on a : $v\,(v - 1)/2$ différences distinctes possibles. Il propose d'utiliser la valeur de t qui correspond au seuil

$$\frac{0{,}05}{v(v-1)/2} \qquad (2)$$

pour rétablir la validité du critère, en multipliant la probabilité 0. 05 choisie pour le seuil, par la probabilité de s'adresser précisément à la différence éprouvée, parmi les $v\,(v - 1)/2$ différences existantes. La difficulté pratique est sans doute insurmontable puisqu'il faudrait des tables de t très extensives; de plus les tables du range et leurs dérivés permettent de substituer à cette approximation des valeurs précises.

II. — DONNÉES STATISTIQUES D'UN CRITÈRE

Avant de passer en revue les divers critères qui ont été proposés pour résoudre notre problème, nous pensons qu'il n'est pas inutile de rappeler les conditions qui président à l'élaboration et à l'application d'un critère statistique :

a) Hypothèse sur les données.

Tout critère repose sur la connaissance de la loi de probabilité d'une fonction de statistiques calculées d'après les données. On appelle, rappelons-le, statistiques, des grandeurs qui permettent de caractériser la distribution de données, comme la moyenne et la variance, et dont il est possible de calculer des estimations à partir des données

La loi de probabilité d'un critère permet d'en dresser des tables de valeurs remarquables. Ces valeurs remarquables sont en général des limites qui ne sont dépassées qu'avec des probabilités données, par le seul jeu du hasard, quand l'hypothèse nulle est vraie. Cependant l'établissement de la loi de probabilité ne peut être faite qu'en supposant que les données remplissent un certain nombre de conditions, et ces conditions doivent être respectées pour que les critères restent applicables, en particulier pour que les probabilités attachées aux valeurs remarquables des tables restent constantes. Dans le cas qui nous occupe, la loi de probabilité des données doit être la loi normale et on doit pouvoir considérer que chaque donnée est distribuée de manière indépendante

de toutes les autres. Ceci signifie que la valeur d'une donnée prise en particulier ne doit avoir aucune influence sur la valeur ou la fréquence d'aucune des autres données.

Diverses études ont été consacrées à l'influence de la non vérification de ces hypothèses de base. Une discussion complète peut en être trouvée dans un numéro spécial de Biometrics (volume 3, n° 1). En première approximation, on peut dire que la condition de normalité peut n'être pas respectée de manière très stricte, comme l'ont montré des études expérimentales. (Bartlett 1935, Hey 1938 et Pearson 1931). D'ailleurs il est la plupart du temps possible d'y remédier au moyen de transformations appropriées (Bartlett 1947).

La condition d'indépendance est beaucoup plus importante et c'est ce qui explique l'importance de l'orthogonalité et de la répartition au hasard dont le but principal est justement de la réaliser.

b. — **Hypothèses nulles et décisions.**

Comme il arrive souvent, les habitudes pratiques ont précédé la doctrine théorique en matière d'expérimentation. Ce n'est donc pas un hasard si la notion de décision n'a été introduite que de manière relativement récente, de même de la notion fondamentale de puissance d'un critère qui lui est étroitement liée.

La notion d'hypothèses nulles, elle, a été explicitée depuis longtemps déjà, mais elle ne prend toute sa valeur que dans l'optique de la théorie des décisions, qui en constitue un corollaire naturel.

Nous avons déjà dit que, dans un essai qui fournit un certain nombre d'estimation m_1, m_2, m_v de moyennes vraies μ_1, μ_2... μ_v, l'hypothèse nulle consistait à supposer que toutes les moyennes théoriques étaient identiques et égales à une moyenne unique μ_0.

A cette hypothèse, nous avons opposé l'hypothèse alternative que certaines de ces moyennes, l'une d'entre elles au moins, étaient différentes de μ_0 ; le critère F nous permettait alors de décider entre les deux hypothèses.

L'importance fondamentale de l'hypothèse nulle vient de ce que les valeurs des tables des critères sont des valeurs limites fournies par la loi de probabilité du critère telle qu'on peut la calculer *en supposant cette hypothèse nulle vérifiée.*

Il est à noter également que le critère employé ne nous permet d'envisager pour notre décision qu'une seule autre hypothèse, c'est-à-dire la fausseté de l'hypothèse nulle.

Nous saisissons en effet ici le principe de base de l'application d'un critère : cette application nous permet de *choisir entre deux décisions* et deux seulement. Or l'examen des décisions que comporte le classement des deux moyennes, l'une par rapport à l'autre, nous montre que ce classement nécessite déjà plus de deux décisions.

En effet, le critère t dans le cas de deux échantillons indépendants nous permet de décider entre les deux hypothèses suivantes :

$$\begin{aligned} H_0 &: \mu_1 = \mu_2 \\ H_1 &: \mu_1 \neq \mu_2 \end{aligned} \qquad (3)$$

H_0 est l'hypothèse nulle. Quand cette hypothèse est vérifiée, le classement des deux moyennes l'une par rapport à l'autre n'a pas de sens puisqu'elles sont identiques. Quand elle n'est pas vérifiée, le classement n'est pas possible pour si peu, et la décision $H_1 : \mu_1 \neq \mu_2$ comporte, au point de vue pratique, à la fois le cas favorable qu'il nous importe de déceler, par exemple $\mu_1 < \mu_2$, et la décision la plus fausse que nous puissions prendre : $\mu_2 < \mu_1$.

Il nous reste à appliquer de nouveau un critère capable de décider entre ces deux hypothèses et nous voyons immédiatement que pour juger et classer deux moyennes, il nous faut choisir entre au moins trois décisions possibles.

A la suite de DUNCAN (1955) nous noterons de la manière suivante ces trois décisions :

$$\begin{aligned} \underline{(1, 2)} &: \mu_1 = \mu_2 \\ (1, 2) &: \mu_1 > \mu_2 \\ (2, 1) &: \mu_1 < \mu_2 \end{aligned} \qquad (4)$$

Si l'on examine maintenant le problème de classer au moyen d'un critère trois moyennes les unes par rapport aux autres, on constate que cette opération ne comporte pas moins dix-neuf décisions qui sont énumérées dans la notation symbolique dans le tableau suivant :

1) $\underline{(1, 2, 3)}$ Les moyennes ne sont pas significativement différentes.

2) $\underline{(1, 2, 3)}$, $\underline{(1, 3, 2)}$, $\underline{(2, 1, 3)}$, $\underline{(2, 3, 1)}$, $\underline{(3, 1, 2)}$, $\underline{(3, 2, 1)}$ — La décision : m_1 n'est pas significativement différente de m_2, m_2 n'est pas significativement différent de m_3, mais m_1 est significativement différent de m_3, et cinq autres décisions analogues.

3) $\underline{(1, 2, 3)}$, $\underline{(1, 3, 2)}$, $\underline{(2, 3, 1)}$ — La décision : m_1 et m_2 ne sont pas significativement différentes et sont toutes deux inférieures à m_3 ; et deux décisions analogues.

4) $\underline{(1, 2, 3)}$, $\underline{(1, 3, 2)}$, $\underline{(2, 3, 1)}$ — Trois décisions analogues aux précédentes, m_2 et m_3 y sont supérieures à m_1.

5) $\underline{(1, 2, 3)}$, $\underline{(2, 3, 1)}$, $\underline{(3, 1, 2)}$, $\underline{(1, 3, 2)}$, $\underline{(2, 1, 3)}$, $\underline{(3, 2, 1)}$ — Décisions jugeant les trois moyennes différentes et donnant leur ordre de rangement.

Le nombre de décisions possibles croît extrêmement rapidement avec le nombre de moyennes.

Or nous verrons dans ce qui suit que pour étudier les propriétés d'un critère dans sa mise en œuvre pour juger du classement des moyennes d'un essai, il est commode de considérer le jugement de cette multiplicité de décisions comme l'application simultanée — conjointe — d'une série de critères permettant seulement deux décisions. Par exemple dans le cas de deux moyennes on substituera au jugement en bloc des trois décisions :

$$\begin{matrix} \mu_1 = \mu_2 \\ \mu_1 > \mu_2 \\ \mu_1 < \mu_2 \end{matrix} \qquad (6)$$

le jugement simultané des deux alternatives :

$$\begin{matrix} \mu_1 \leqslant \mu_2 \quad \text{ou} \quad \mu_1 > \mu_2 \\ \mu_1 \geqslant \mu_2 \quad \text{ou} \quad \mu_1 < \mu_2 \end{matrix} \qquad (7)$$

Il est en effet impossible d'étudier mathématiquement les lois de probabilité d'un jugement complexe comme (6) ; et la loi des probabilités composées permet de combiner facilement les deux lois des jugements (7) qui sont aisées à obtenir.

Une autre manière d'envisager le problème général consiste à juger conjointement un certain nombre d'hypothèses nulles entre les moyennes : la première est l'hypothèse d'homogénéité d'ensemble du lot de moyennes :

$$_v\mathrm{H}_0 : \mu_1 = \mu_2 = \cdots = \mu_v : \underline{(1, 2, 3, 4, \ldots, v)} \qquad (8)$$

qui est jugée par rapport à l'hypothèse qu'une moyenne au moins est différente des autres et qu'on notera :

$$_v\mathrm{H}_1 : \overline{(1, 2, \ldots, v)} \qquad (9)$$

viennent ensuite v hypothèse de la forme :

$$_{(v-1)}\mathrm{H}_0 : \underline{(1, 2, \ldots, (v-1))}, v) \qquad (10)$$

homogénéité de sous-échantillons de v—1 moyennes par opposition à

$$_{(v-1)}\mathrm{H}_1 : \overline{(1, 2, \ldots, v-1, v)} \qquad (11)$$

et ainsi de suite jusqu'aux C_v^2 hypothèses de la forme :

$$_2\mathrm{H}_0 : \underline{(1, 2}, 3, \ldots, v)$$

sur l'égalité de groupes de deux moyennes.

Un examen attentif permet de voir qu'en ne considérant jamais que des *alternatives* donc des jugements à deux décisions facilement « probabilisables » on arrive à épuiser toutes les combinaisons possibles d'égalités ou de différences entre les moyennes d'un lot.

Nous verrons par la suite que cette manière d'opérer permet de doter d'un seuil de signification chaque sorte de jugement. Ces différentes

sortes diffèrent par le nombre de moyennes incluses dans l'hypothèse nulle : jugement de v moyennes, de $(v - 1)$ moyennes, ..., de 2 moyennes.

c. — **Erreur de type I, erreurs de type II.**

Les valeurs remarquables des tables représentent avons-nous dit les limites qui ne sont dépassées du fait du hasard d'échantillonnage, qu'avec une probabilité α donnée, dans le cas où l'hypothèse nulle est vraie. C'est donc symboliquement la probabilité.

$$\alpha = P[t > t_{\alpha} | \mu_1 = \mu_2] \tag{12}$$

ce qui se lit : α égale probabilité que t soit plus grand que t_{α}, étant donné que $\mu_1 = \mu_2$. De telles probabilités α sont appelées seuils de signification.

Il faut bien remarquer qu'elles sont laissées entièrement au choix de l'expérimentateur et que ce choix crée une sorte de convention entre l'expérimentateur et lui-même et l'ensemble de ses lecteurs, sur le sens qu'il convient d'attacher aux résultats auxquels l'amène son essai. Malgré son aspect conventionnel et arbitraire, le seuil de signification possède, tant que les hypothèses et les conditions d'application sont respectées, l'avantage de rester constant et immuable ; si l'on veut, la convention ainsi réalisée permet à l'expérimentateur de parler constamment le même langage.

Dans le cas où l'hypothèse nulle est vraie, la valeur observée du critère employé dépassera la valeur de la table dans α p. 100 de cas du seul fait du hasard. On décidera alors de manière incorrecte que μ_1 est différent de μ_2 et l'on peut exprimer d'une autre manière la relation (12), en écrivant :

$$\alpha = P[\text{décision } \mu_1 \neq \mu_2 | \mu_1 = \mu_2] \tag{13}$$

ce qui se lit α égale probabilité de la décision : $\mu_1 \neq \mu_2$, alors que μ_1 est égal à μ_2.

L'erreur que l'on commet ainsi et qui consiste à décider de manière incorrecte que l'hypothèse nulle est fausse, est l'*erreur de type I*. Elle caractérise le seuil de signification.

L'erreur de type II est l'erreur inverse :

$$\beta = P[\text{décision } \mu_1 = \mu_2 | \mu_1 \neq \mu_2] \tag{14}$$

c'est celle qui consiste à décider que l'hypothèse nulle est vraie, alors qu'elle ne l'est pas, c'est-à-dire à ne pastrou ver de différence significative là où il en existe en réalité.

d. — **Puissance d'un critère.**

Les promoteurs et les vulgarisateurs des méthodes statistiques ont surtout mis l'accent sur les seuils de signification et sur les erreurs de

type I. Ce sont en effet des erreurs qui sont liées à la méthode et à son principe, et la fixation du seuil de signification a pour rôle d'en situer la portée; mais les considérations pratiques, et en particulier dans le cas de l'expérimentation variétale, les conditions de rentabilité des essais, ont conduit différents auteurs à signaler les inconvénients des erreurs de type II.

Celles-ci sont pour l'expérimentateur des pertes sèches. FINNEY (1955) a pu dire qu'il existe a priori une probabilité très grande pour qu'il y ait des différences réelles entre les variétés d'un essai : il lui paraît impensable que ces unités biologiques qui diffèrent les unes des autres par l'ensemble des

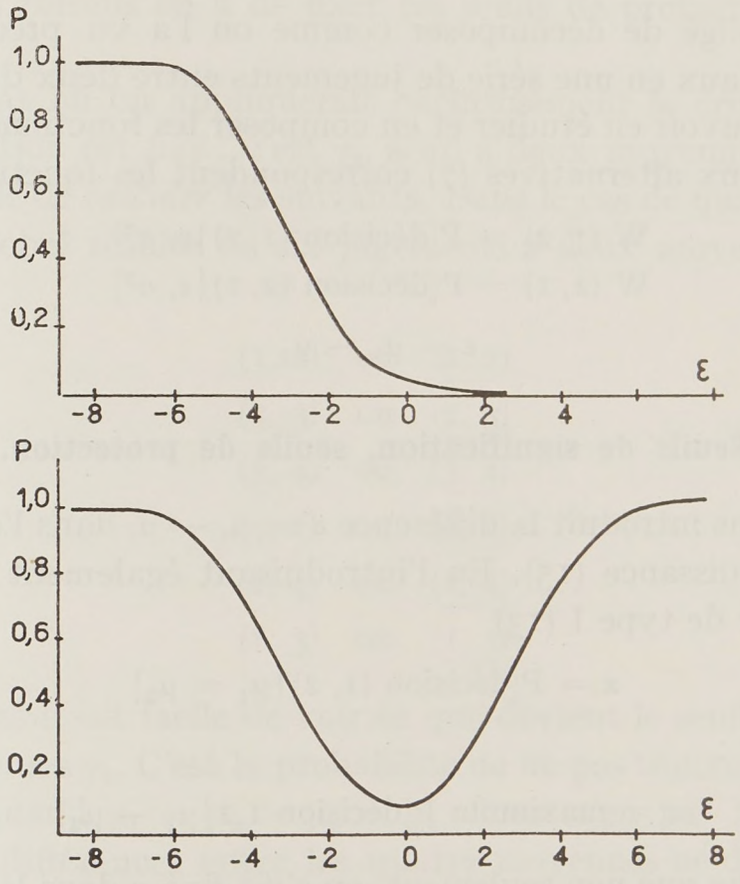


FIG. 1. — Fonction de puissance $W = P[\text{décision } \mu_1 \neq \mu_2 | \varepsilon, \sigma^2]$ en fonction de $\mu_1 - \mu_2 = \varepsilon$ (en bas). C'est la somme de la fonction $W = P[\text{décision } \mu_1 < \mu_2 | \varepsilon, \sigma^2]$ (en haut) et de la fonction $W = P[\text{décision } \mu_1 > \mu_2 | \varepsilon, \sigma^2]$ qui lui est symétrique — ε mesuré en écarts réduits.

caractères qui permettent de les identifier ou de les caractériser, ne soient pas également différentes sous le rapport de la productivité. Si l'essai ne permet pas de déceler ces différences, c'est qu'il n'est pas assez précis.

L'expérimentateur n'a alors qu'à s'en prendre à lui-même, et essayer de perfectionner ses méthodes.

Cependant le pourcentage d'erreurs de type II est également une caractéristique du critère employé et son complément à 1 constitue ce qu'on appelle la puissance du critère. Cette puissance s'exprime par la courbe qui représente la probabilité :

$$W = P[\text{décision } \mu_1 \neq \mu_2 | \varepsilon, \sigma^2] \qquad (15)$$

en fonction de la différence : $\varepsilon = |\mu_1 - \mu_2|$ (fig. 1).

Les fonctions de puissance que ces courbes représentent sont aussi appelées fonctions de Neyman-Pearson, du nom des mathématiciens qui les ont définies et étudiées, et qui ont édifié la théorie et la classification des types d'erreurs. Elles ne s'appliquent qu'à des jugements comportant seulement deux décisions alternatives. Elles ont l'avantage de permettre une comparaison des valeurs de critères différents.

En effet, un bon critère doit posséder pour un seuil α donné la puissance maximale possible. C'est-à-dire que la courbe doit s'approcher le plus rapidement possible de l'axe des abscisses qui est son asymptote.

On est obligé de décomposer comme on l'a vu précédemment les jugements globaux en une série de jugements entre deux décisions simultanées pour pouvoir en étudier et en composer les fonctions de puissance. Par exemple aux alternatives (7) correspondent les fonctions :

$$\begin{aligned} & W\,(1,2) = P[\text{décision } (1,2) \,|\, \varepsilon, \sigma^2] \\ \text{et} \quad & W\,(2,1) = P[\text{décision } (2,1) \,|\, \varepsilon, \sigma^2] \end{aligned} \tag{16}$$

avec $$\varepsilon = \mu_1 - \mu_2$$

e. — Seuils de signification, seuils de protection.

Nous avons introduit la différence $\varepsilon = \mu_i - \mu_j$ dans l'expression des fonctions de puissance (15). En l'introduisant également dans l'expression de l'erreur de type I (13)

$$\alpha = P[\text{décision } (1,2) \,|\, \mu_1 = \mu_2] \tag{17}$$

celle-ci devient :

$$\alpha = \text{maximum } P[\text{décision } 1,2 \,|\, \mu_1 - \mu_2] \tag{18}$$

Cela signifie que non seulement, on s'est fixé α dans le cas où l'hypothèse nulle est vraie comme probabilité de l'erreur de type I, mais que cette probabilité ne peut dépasser α, quelles que soient les vraies valeurs de μ_1 et μ_2.

Il est possible également de fixer autant de seuils de signification (pas forcément tous identiques) que nous avons dénombré de catégories d'hypothèses nulles. On parlera de seuils à deux, trois... v moyennes. Ce que nous venons de dire prend toute son importance ici : ces seuils de signification α_k sont les probabilités *maximales* d'erreur de type I dans le jugement entre les hypothèses :

$$\begin{aligned} & H_0\,(\underline{1, 2, \ldots k}, \ldots, v) \\ & H_1\,(\overline{1, 2, \ldots k}, \ldots, v) \end{aligned} \tag{19}$$

quelles que soient les vraies valeurs de *toutes* les moyennes (y compris celles qui ne sont pas intéressées par l'hypothèse d'homogénéité).

DUNCAN (1955) a trouvé qu'il était commode de raisonner sur les *seuils de protection* :

$$\gamma = 1 - \alpha \tag{20}$$

qui expriment la probabilité de ne pas commettre d'erreur de type I, c'est-à-dire la probabilité des décisions correctes.

De même que l'on a parlé de seuils de signification à 2,3,..., v, moyennes, on parlera de seuils de protection à 2,3,..., v, moyennes qui en sont les compléments à 1. On les notera $\gamma_2, \gamma_3, \ldots, \gamma_v$.

Empruntant sa démonstration à DUNCAN (1955) nous allons essayer de voir quelles raisons on a de fixer ces seuils de protection à certaines valeurs.

Dans le cas où on appliquerait exclusivement le critère t, un seul seuil de protection est *fixé* : c'est γ_2, seuil à deux moyennes fixé à 0.95 ; et il est possible de *calculer* les suivants. Dans le cas de quatre moyennes, le jugement global résulte de six jugements à deux moyennes des alternatives :

$$\begin{array}{lll} (1, 2) & \text{ou} & (\underline{1, 2}) \\ (2, 3) & \text{ou} & (\underline{2, 3}) \\ (3, 4) & \text{ou} & (\underline{3, 4}) \\ (4, 1) & \text{ou} & (\underline{4, 1}) \\ (2, 4) & \text{ou} & (\underline{2, 4}) \\ (1, 3) & \text{ou} & (\underline{1, 3}) \end{array} \tag{21}$$

Dans ce cas il est facile de voir ce que devient le seuil de protection à quatre moyennes γ_4. C'est la probabilité de ne pas trouver de différences significatives quand $\mu_1 = \mu_2 = \mu_3 = \mu_4$. Pour n'en pas trouver il faut qu'aucune des différences entre les quatre moyennes ne dépasse la plus petite différence significative :

$$\Delta = t_{\alpha f} \cdot \sigma_\Delta \tag{22}$$

En se plaçant dans le cas simple où :

$$\alpha = 0{,}05$$
$$f = \infty \text{ (nombre de degrés de liberté)}$$
$$\sigma_\Delta = \sqrt{2} \text{ (ce qui correspond à } \sigma_e^2 = 1),$$

on voit que le *range* R_4 de l'échantillon, qui est, par définition même, la plus grande des différences entre les moyennes doit vérifier l'inégalité :

$$R_4 < 1{,}96 \cdot \sqrt{2} = 2{,}77 \tag{23}$$

on a donc :

$$\gamma_4 = P[R_4 < 2{,}77 \mid \sigma_e^2 = 1, f = \infty] \tag{24}$$

On tire des tables du *range* (PEARSON et HARTLEY (1942) of DUNCAN (1955, p. 26)

$$\gamma_4 = 0{,}79 \cdot 7$$

on trouverait de même

$$\gamma_3 = 0{,}87 \cdot 8$$

Examinons maintenant un exemple où on peut mettre en évidence le rapport qui existe entre le nombre de degrés de liberté fournis par un groupe de k moyennes, et le seuil à k moyennes qui doit s'attacher à l'hypothèse de leur homogénéité.

On sait qu'on peut facilement mettre en évidence ces degrés de liberté en énumérant les *comparaisons indépendantes* qu'il est possible de faire entre les moyennes. Imaginons qu'on veut essayer les effets de trois facteurs entre lesquels on sait qu'il n'y a pas d'interactions, soient par exemple les différences entre :

d_v : V_1 et V_2 deux variétés
d_f : F_1 et F_2 deux fumures
d_t : T_1 et T_2 deux traitements antiparasitaires

On pourra faire quatre parcelles par bloc, portant les combinaisons, $V_1 F_1 T_1$, $V_1 F_2 T_2$, $V_2 F_1 T_2$, $V_2 F_2 T_1$. Les quatre moyennes des combinaisons sont m_1, m_2, m_3, m_4, et on obtient les différences par les trois comparaisons suivantes entre les moyennes :

$$\begin{aligned} d_v &= m_1 + m_2 - m_3 - m_4 \\ d_f &= m_1 - m_2 + m_3 - m_4 \\ d_t &= m_1 - m_2 - m_3 + m_4 \end{aligned} \qquad (25)$$

(On vérifie aisément que ces comparaisons sont indépendantes : la somme des produits des coefficients des termes de deux comparaisons est nulle. Il ne peut y en avoir plus de trois : c'est ce qu'exprime le nombre de degrés de liberté.)

Il est parfaitement licite de juger ces trois différences séparément au moyen du critère t avec comme seuil de protection $\gamma_2 = 0{,}05$ puisque les comparaisons sont indépendantes. Le jugement global des trois différences a alors pour seuil de protection :

$$\gamma_4 = \gamma_2^3 = \gamma_2^f = \gamma_2^{v-1}$$

On a alors :

$$\gamma_4 = (0{,}95)^3 = 0{,}857$$

au lieu de 0,797

Il reste à déterminer la valeur du *range* R_4 correspondant à ce γ_4. DUNCAN, à qui revient le mérite de les avoir créées, a donné à ces valeurs le nom de « seuils de protection basés sur les degrés de liberté ».

III. — LES CRITÈRES POSSIBLES.

Nous examinerons successivement les critères suivants :
t employé seul,
t employé après le F
Critère de KEULS-NEWMAN
Critère de TUKEY à *range* multiple
Critère de DUNCAN

a) t employé seul.

Nous avons vu que cette méthode n'est pas correcte puisqu'elle ne correspond pas aux hypothèses et aux conditions de base du critère. Il en résulte un abaissement trop grand des seuils de protection. La convention sur les seuils de signification n'est pas respectée, puisqu'au lieu de rester égale à 0,05, la probabilité d'erreur du type I croît très rapidement avec le nombre de moyennes jugées, et peut même atteindre 1,00.

b) t protégé par le F.

La situation est exactement la même. L'abaissement des seuils de protection est identique, sauf pour celui qui est attaché au jugement de l'hypothèse nulled'ensemble, que l'emploi du F ramène à 0,95.

c) Critère de KEULS NEWMAN

Pressenti par STUDENT (cf DUNCAN 1955 p. 26), il a été proposé par NEWMAN (1939) puis par KEULS (1952). Il est du type à *range* multiple : au lieu d'une différence significative unique comme dans le cas du *t*, on dispose d'autant de différences qu'il y a de *ranges* possibles : pour 3 moyennes on a les *ranges* de deux et de trois, pour quatre moyennes les *ranges* de deux, trois et quatre et ainsi de suite. On utilise les tables des valeurs limites du *range*, établies pour le cas normal, c'est-à-dire avec une variance égale à l'unité, que l'on multiplie par l'écart type de l'erreur observé.

Dans le présent critère ces valeurs limites correspondent au seuil choisi par exemple $\alpha = 0{,}05$ quel que soit le nombre de moyennes en jeu. La valeur du *range* significatif est donc celle qui n'est dépassée qu'avec la probabilité α par le *range* d'un lot homogène de moyennes tirées au hasard d'une population normale.

La puissance du critère est considérablement réduite par la sévérité de l'exigence qui fixe *tous* les seuils de signification à 0,05.

d) Critère de TUKEY à *range* multiple.

Ce critère a été proposé par TUKEY (1953). Celui-ci a étudié plusieurs procédés de jugement des hypothèses.

Celui-ci est un critère à *range* multiple dont les *ranges* significatifs sont calculés en faisant la moyenne entre ceux de NEWMAN-KEULS et ceux d'un autre critère proposé par TUKEY. Il réalisait ainsi une sorte de compromis entre les deux. Sa puissance est plus grande que celle du critère de NEWMAN-KEULS.

e) Le critère à *ranges* multiples de DUNCAN

Créé après une discussion complète et approfondie des divers aspects du problème, ce critère semble être celui qui laisse le moins dans le vague les conditions d'emploi. Il comporte l'énumération exhaustive des seuils de signification, et leur fixation sur une base rationnelle.

Il est simple à appliquer et une série de publications a étudié à peu près tous les cas intéressants.

Il est basé sur des tables des *ranges* significatifs (tables 1 et 2) calculés en fonction des seuils de protection $\gamma_n = \gamma_2^{n-1}$. On extrait de ces tables, à la ligne correspondant au nombre de degrés de liberté de l'erreur les *ranges* nécessaires. Multipliés par l'écart-type de l'erreur ils fournissent les *ranges* significatifs. On juge alors de la manière suivante :

la différence entre deux moyennes quelconques dans un échantillon de n moyennes est significative si le range *de tout sous-échantillon qui contient ces moyennes est significatif,*

c'est-à-dire plus grand que le *range* significatif.

IV. — MODALITÉS PRATIQUES D'APPLICATION DU CRITÈRE DE DUNCAN.

a) Cas général.

Nous utiliserons un essai de variétés de colza portant sur sept variétés et qui a donné les résultats suivants en quintaux par hectare :

1	2	3	4	5	6	7
14,2	14,3	15,6	15,7	16,4	17,8	18,8

l'écart-type de l'erreur était de 0,6 avec $n_2 = 30$ degrés de liberté.

De la table 1 à la ligne $n_2 = 30$ on tire les *ranges* ssuivants pour des sous-échantillons de 2, 3, 4, 5, 6, 7, moyennes :

k	2	3	4	5	6	7
Z_k	2,89	3,04	3,12	3,20	3,25	3,29
R_k	1,73	1,82	1,87	1,92	1,95	1,97

La deuxième ligne de notre tableau donne les *ranges* significatifs obtenus en multipliant les *ranges* de la table par 0,6. On se rapporte alors au tableau des moyennes rangées par ordre croissant :

1	2	3	4	5	6	7
14,2	14,3	15,6	15,7	16,4	17,8	18,8

On compare alors les différences de la manière suivante :

$$(7\text{-}1) = 4{,}6 > R_7$$
$$(7\text{-}2) = 4{,}5 > R_6$$
$$(7\text{-}3) = 3{,}2 > R_5$$
$$(7\text{-}4) = 3{,}1 > R_4$$
$$(7\text{-}5) = 2{,}4 > R_3$$
$$(7\text{-}6) = 1{,}0 < R_2$$

Donc 7 et 6 ne sont pas significativement différents et on l'indique en les soulignant.

On continue avec 6 :

$$(6\text{-}1) = 3{,}6 > R_6$$
$$(6\text{-}2) = 3{,}5 > R_5$$
$$(6\text{-}3) = 2{,}8 > R_4$$
$$(6\text{-}4) = 2{,}7 > R_3$$
$$(6\text{-}5) = 1{,}4 < R_2$$

Donc on souligne 6 et 5 qui ne sont pas significativement différents.

Avec 5 :

$$(5\text{-}1) = 2{,}2 > R_5$$
$$(5\text{-}2) = 2{,}1 > R_4$$
$$(5\text{-}3) = 0{,}8 < R_3$$

Donc on souligne 3, 4 et 5 qui ne sont pas significativement différents.

Avec 4 :

$$(4\text{-}1) = 1{,}5 < R_4$$

Donc on souligne 1, 2, 3 et 4 qui ne sont pas significativement différents.

L'opération se termine donc ici. Le tableau souligné indique clairement les significations : 2 moyennes non réunies par une ligne sont différentes, 2 moyennes soulignées ensembles ne sont pas significativement différentes.

b) **Cas spéciaux.**

Tout ce que nous venons de dire s'applique à des moyennes indépendantes les unes des autres. Cependant les essais de variétés sont susceptibles de fournir fréquemment des moyennes qui présentent entre elles des corrélations. C'est ce qui arrive par exemple après les ajustements pratiques dans une analyse de covariance ou dans l'analyse des lattices.

KRAMER (1957) a donné des méthodes pour adapter le critère de DUNCAN à ces cas où il n'y a pas une variance commune unique mais où chaque différence peut avoir une variance propre.

On appellera Z les *ranges* fournis par les tables. Dans le cas général

on a k moyennes dont les variances et covariances sont les éléments d'une matrice $c_{ij}S^2$. On jugera significative une différence m_i-m_j quand :

$$(m_i - m_j)\sqrt{\frac{2}{c_{ii} - 2\,c_{ij} + c_{jj}}} > sZ_k.$$

c) Cas de l'analyse de covariance.

La méthode correcte exige pour qu'une différence soit significative entre deux moyennes ajustées m'-m'_j que :

$$(m_i' - m_j')\sqrt{\frac{2r\,E_{xx}}{2E_{xx} + r(\bar{x}_i - \bar{x}_j)^2}} > s'Z \qquad (26)$$

où r est le nombre de répétitions, E_{xx} le carré moyen de l'erreur de la variable indépendante x, et s' l'erreur standard résiduelle de la variable dépendante m.

Ces expressions étant longues à calculer, on peut recourir à des approximations. La première consiste à utiliser :

$$s = \frac{s'}{\sqrt{r}} \qquad (27)$$

comme facteur des Z et à calculer les *ranges* significatifs par la formule :

$$R_k = \frac{s'Z}{\sqrt{r}} \qquad (28)$$

pour juger directement les différences entre moyennes ajustées.
La seconde utilise :

$$s = \sqrt{\frac{s'^2}{r}\left[1 + \frac{T_{xx}}{(K-1)E_{xx}}\right]} \qquad (29)$$

pour calculer les R_k par la formule :

$$R_k = sZ.$$

d) Blocs incomplets balancés.

Les *ranges* R_k sont donnés par les formules suivantes :

$$R_k = \sqrt{\frac{ks^2}{[r(k-1) + \lambda]}}\,Z_k \qquad (30)$$

s^2 étant l'erreur intrabloc

ou :
$$R_k = \sqrt{\frac{k(v-1)}{r[v(k-1)w_1 + (v-k)w_2]}}\,Z_k \qquad (31)$$

quand on récupère l'information interbloc.

e) **Lattices.**

Pour les lattices simples :

$$R_k = \sqrt{\frac{s^2}{r(k+1)}\left[\frac{4w}{w+w'} + (k-1)\right]}Z_k. \qquad (32)$$

Pour les lattices triples :

$$R_k = \sqrt{\frac{s^2}{r(k+1)}\left[\frac{4w}{2w+w'} + (k-2)\right]}Z_k. \qquad (33)$$

f) **Nombres inégaux de répétitions.**

On doit avoir :

$$m_i - m_j > s\sqrt{\frac{n_i + n_j}{2\,n_i\,n_j}}\,Z_k. \qquad (34)$$

V. — CONCLUSION.

Le critère de DUNCAN fournit une solution commode au problème de l'interprétation des différences entre moyennes dans les essais. On le voit citer de plus en plus souvent dans les publications anglo-saxonnes donnant des résultats d'essai. Un manuel récent, celui de FEDERER (1955) contient une discussion des critères que nous avons cités, ainsi que d'autres critères plus analogues au F et qui ont de l'intérêt surtout pour les données où il existe à priori des raisons de faire des groupes de traitements à comparer en bloc les uns aux autres. Un ouvrage allemand récemment publié contient un exposé du critère de DUNCAN. Il nous a donc paru utile de le présenter en français. Nous en avons profité pour rappeler quelques principes de l'utilisation de critères ou *tests* statistiques. Nous espérons que nos collègues de langue française trouveront dans ce qui précède des informations utiles.

Nous remercions le Docteur DUNCAN et l'éditeur de *Biometrics*, organe de la *Biometric Society*, de la permission de reproduire les tables 1 et 2, qui sont tirées de l'article de DUNCAN (1955), qu'ils nous ont généreusement accordée.

Reçu pour impression mars 1959.

RÉSUMÉ

Sur la comparaison des moyennes dans les essais variétaux.

L'examen du problème de la classification des moyennes obtenues dans les essais de variétés montre que l'emploi du critère de Student est erroné.

Le critère de range multiple de Duncan répond aux exigences de la théorie et se présente sous une forme d'emploi commode.

SUMMARY

Comparison of means in variety trials.

The problem of ranking the variety means in a trial is examined. A demonstration of the failure of the t test to complete this goal is presented.

Duncan's multiple range test is appropriate and easy to apply.

ZUSAMMENFASSUNG

Uber den Vergleich von Mittelwerten in Sortenversuchen.

Die Kontrolle des Problems der Klassifikation von Mittelwerten in Sortenversuchen zeigt dass die Benützung des t Test von Student falsch ist.

Der « mehrfache Range Test » von Duncan ist der Anforderung der Theorie gewachsen und darüber hinaus praktisch in seiner Verwendung.

Сравнение средних в сортовых испытаниях.

М. РИВ.

РЕЗЮМЕ

Просмотр проблемы классификации средних, полученных в сорто-испытаниях, показывает, что критериум Студента ошибочный.

Многорядный критериум Дункана отвечает теоритическим требованиям, в форме, удобной для употребления.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Bartlett (M. S.). — The effect of non-normality on the *t* distribution. *Proc. Camb. Phil. Soc.*, **31**, 223-231, 1935.

Bartlett (M. S.). — The use of transformations. *Biometrics*, **3**, 39-52, 1947.

Cochran (N. G.). — Some consequences when the assumptions for the analysis of variance are not satisfied. *Biometrics*, **3**, 22-38, 1947.

Duncan (D. B.). — Multiple range and multiple F tests. *Biometrics*, **11**, 1-42, 1955.

Eisenhart (Ch.). — The assumptions underlying the analysis of variance. *Biometrics*, **3**, 1-21, 1947.

Federer (N. T.). — *Experimental design*. Macmillan N. Y., 1955.

Harber (H. L.). — Error rates and samples sizes for range tests in multiple comparaisons. *Biometrics*, **13**, 511-536, 1957.

Hey (G. B.). — A new method of experimental sampling illustrated on certain non-normal populations. *Biometrika*, **30**, 68-80.

Kramer (C. Y.). — Extension of multiple range tests to group correlated adjusted means. *Biometrics*, **14**, 13-18, 1957.

Pearson (E. S.). — The analysis of variance in cases of non-normal variation. *Biometrika*, **23**, 114, 1931.

Pearson (E. S.) et Hartley (H. O.). — The probability integral of the range in samples of *n* observations from a normal population. *Biometrika*, **32**, 301-310, 1942.

SÉLECTION RÉCIPROQUE ET MAÏS HYBRIDES PRÉCOCES FRANCO-AMÉRICAINS

PAR

X. LASCOLS,

Station centrale de Génétique et Amélioration des Plantes, Versailles.

PLAN DU MÉMOIRE

Introduction.

I. — **Principes et Méthodes.**
1. Premiers tests. Hybrides Trois-Voies.
2. Sélection réciproque.
3. Étude précise des combinaisons possibles.
4. Schémas de sélection.

II. — **Étude de la valeur hybride en Trois-Voies. Choix des testeurs.**
1. Étude des lignées d'origine européenne. Testeurs américains utilisés. Essais internationaux.
2. Étude des lignées d'origine américaine. Testeurs européens.
3. Utilisation des résultats des Trois-Voies.

III. — **Essais d'hybrides simples.**
1. Essais diallèles.
2. Prévision de la valeur des hybrides doubles à partir de celle des hybrides simples.

IV. — **Valeur des hybrides doubles précoces franco-américains.**
1. Résultats d'essais.
2. Extension en culture.
3. Nouveaux objectifs possibles.

Conclusion et Résumé.

INTRODUCTION

Chez les plantes allogames, la méthode de sélection par autofécondation et recherche des meilleures combinaisons hybrides est d'une efficacité indiscutable. Son application pratique dépend de la biologie florale de chaque espèce, qui conditionne la possibilité de fixer les souches

intéressantes sous forme de lignées et de fabriquer assez facilement des hybrides.

Le maïs a pu servir de modèle pour ce type de sélection grâce à des caractères floraux éminemment favorables :

— séparation sur chaque plante des fleurs mâles et des fleurs femelles,

— peu de phénomènes d'incompatibilité, ni en autofécondation, ni en croisement.

— castration facile.

Pour des conditions de milieu déterminées, la meilleure combinaison est une combinaison hybride simple entre 2 lignées, mais pour des raisons de prix de revient et de qualité des semences, les chercheurs des Etats-Unis ont proposé le système des hybrides doubles, qui garde toujours la faveur des producteurs et des utilisateurs. Un hybride double est le résultat du croisement des 2 hybrides simples et sa formule fait donc intervenir quatre lignées.

Les bons hybrides sont très nettement plus vigoureux et plus productifs que les variétés à pollinisation libre de même précocité. Cette supériorité peut se marquer même dans le cas où les hybrides présentent de nets défauts d'adaptation. Par exemple, un hybride précoce américain comme W 255, très sensible au froid de printemps dans la moitié nord de la France, est tout de même plus productif dans ces régions qu'une variété comme Etoile de Normandie pourtant mieux adaptée à ces conditions particulières.

Cela ne veut pas dire que les caractères d'adaptation sont négligeables mais que les hybrides sont intéressants a priori. Evidemment, ils seront d'autant plus intéressants qu'il posséderont ces caractères d'adaptation et l'essentiel de notre travail de sélection sur les maïs précoces a consisté à appliquer la méthode des hybrides à du matériel adapté aux conditions françaises.

Cependant, plutôt que de mettre au point des formules entièrement inédites, il a paru plus efficace d'utiliser en partie le matériel américain dont on avait la libre disposition et qui correspondait à un travail d'amélioration important. La vigueur hybride étant d'autant plus forte que les parents sont plus différents, on pouvait espérer que l'association des deux groupes américain et européen amènerait un effet d'hétérosis supplémentaire.

Cette hypothèse s'est montrée fructueuse et les nouveaux hybrides européens sont pratiquement tous des croisements entre un hybride simple d'origine américaine et un hybride simple d'origine locale.

Un programme de sélection d'hybrides doubles de ce type, destinés en principe aux zones d'extension de la culture du maïs dans la moitié nord de la France, a été entrepris en 1948 par A. CAUDERON à la Station

centrale d'Amélioration des plantes de Versailles. Ses premiers fruits en sont les nouveaux hybrides INRA 200 et INRA 258 dont l'extension en culture est déjà bien amorcée.

Puisque les premiers résultats sont là pour montrer que la méthode employée n'était pas mauvaise, le moment est venu d'en dégager quelques aspects. Après l'exposé des principes et des modalités de la méthode suivie, nous insisterons sur le sens des différents types d'essais de valeur hybride réalisés de 1955 à 1958. Nous ne résisterons pas ensuite au désir de justifier le travail effectué d'après les résultats des essais d'hybrides doubles proposés à la culture, mais nous montrerons que ce n'est qu'un premier palier et que de nouveaux cycles de sélection peuvent être orientés différemment.

I. — PRINCIPES ET MÉTHODES

Les premiers rapports de SHULL (1908) et EAST (1909) mettaient en évidence l'effet dépressif de l'autofécondation et l'effet d'hétérosis du croisement entre deux lignées autofécondées. JONES (1918) donnait l'idée du croisement commercial des hybrides simples mais ce n'est qu'à partir de 1925 que le système commença à être appliqué sérieusement, avec en parallèle des travaux de JENKINS, HAYES, JOHNSON, SPRAGUE, sur les différentes méthodes possibles pour le test de la valeur hybride des lignées. Pour être juste, il faudrait y ajouter au moins une vingtaine d'autres noms de généticiens et sélectionneurs américains, dont les études et les réalisations forment la base des techniques maintenant utilisées par tous.

Très schématiquement, le système consiste donc :

1° à obtenir des lignées par autofécondations successives,

2° à étudier les possibilités en hybrides de ces lignées de façon à trouver les meilleures formules utilisables en culture.

Les lignées sont tirées de souches de départ les plus variées possible et sont suivies en sélection généalogique. La sélection sera plus ou moins sévère suivant les critères recherchés et plus ou moins poussée vers la fixité suivant le goût ou la méfiance du sélectionneur vis-à-vis du concept de la ligne pure. L'objectif n'étant pas d'obtenir de belles lignées, mais des lignées qui donnent de bons hybrides, cette partie du travail, bien qu'indispensable, n'est pas la plus importante. Il n'est pas dans notre propos de la traiter ici.

Pour détecter les combinaisons hybrides intéressantes, on n'a pas encore trouvé de moyen plus simple que de les fabriquer et de les essayer. Mais cette recherche peut et doit ne pas se faire au hasard ; pour être efficace, elle exige l'application d'un programme assez systématique dont les différentes étapes s'enchaînent rationnellement.

1. Premiers tests. Hybrides Trois-Voies.

On ne peut matériellement pas produire et étudier toutes les combinaisons possibles entre toutes les lignées en cours de sélection : on est donc forcé de procéder à un premier tri pour la valeur hybride.

Cette épreuve préliminaire consiste à croiser les lignées par un « testeur » commun et constitue ce qu'on appelle le système Top-Cross.

Dans l'idée des premiers chercheurs américains qui l'ont appliqué, ce Top-Cross servait à tester la valeur hybride générale des lignées (general combining ability), notion assez floue opposée à la valeur hybride spéciale (specific combining ability) déterminable dans les croisements précis entre lignées.

Le testeur pouvait être un peu n'importe quoi, population, variété synthétique ou hybride et son rôle était terminé une fois connus les résultats du Top-Cross.

Une critique de cette méthode a été présentée par A. Cauderon (1959) : on ne peut pas caractériser une lignée pour sa valeur hybride par rapport à n'importe quel partenaire. Il est d'ailleurs assez évident que la valeur d'un hybride quel qu'il soit dépend de ses 2 parents et que l'on a toujours intérêt à ce que le testeur d'une série de lignées soit bien défini. On a ainsi été amené à prendre comme testeurs des hybrides simples et à faire le premier test de valeur hybride sous forme d'hybrides Trois-Voies (1 voie = la lignée à tester + 2 voies = les lignées constituantes du testeur).

Il n'est plus alors question de valeur hybride générale, mais de valeur hybride par rapport à l'hybride simple testeur. Si ce testeur est bien choisi, il peut être utilisé dans la suite comme partenaire d'hybride double, l'autre partenaire étant formé de 2 lignées ayant donné de bons hybrides Trois-Voies avec le testeur.

Cette méthode des Trois-Voies trouve sa pleine efficacité quand le matériel disponible est formé de groupes d'origine distincte. Quelles que soient les théories admises comme explications de l'hétérosis, cet effet est en moyenne d'autant plus fort que les souches croisées ont moins de patrimoine héréditaire en commun. L'étude de la valeur hybride doit donc être orientée sur les combinaisons entre les groupes plus que sur celles à l'intérieur des groupes : au stade Trois-Voies cela veut dire que l'on fera le test des lignées d'un groupe par un testeur formé de 2 lignées d'un autre groupe.

2. Sélection réciproque.

Si l'on dispose de 2 groupes nettement différents et maintenus séparés au stade « lignées », il semble alors tout naturel de les traiter au stade « hybrides » en sélection réciproque l'un par rapport à l'autre en faisant

séparément mais parallèlement le tri des lignées de chacun des groupes pour leur valeur hybride par rapport à l'autre groupe.

L'idée d'une sélection réciproque avait déjà été proposée par COMSTOCK, ROBINSON et HARVEY (1949) comme perfectionnement de la méthode de HULL de sélection récurrente qui consiste à reprendre systématiquement comme base de sélection le mélange des éléments ayant donné les meilleurs résultats en hybrides. Alors que la méthode classique aboutit à des lignées directement utilisables, la méthode récurrente aboutit à des ensembles hétérogènes, de bonne valeur moyenne mais difficiles à utiliser. Le schéma de sélection réciproque récurrente est certainement très valable, mais d'une application délicate.

La sélection simplement réciproque peut très bien s'adapter à la méthode classique, par exemple dans le cas de la recherche d'hybrides du type franco-américain.

En appelant C le groupe des maïs français (ou européens) à grain corné et D le groupe des maïs d'origine américaine à grain denté, on fera :

— d'une part les Trois-Voies $C_n \times (D_a \cdot D_b)$,

— d'autre part, les Trois-Voies $D_n \times (C_a \cdot C_b)$, C_n et D_n étant les séries de lignées en sélection et (D_a. D_b), (C_a, C_b) des hybrides simples déjà disponibles et tels que leur hybride double soit le meilleur possible.

Toutes les stations européennes disposant des lignées et hybrides américains ont fait les essais du premier type pour juger la valeur de leurs nouvelles lignées à grain corné. C'était normal au départ puisqu'on ne disposait pas d'hybrides simples testeurs autres que les hybrides simples américains. Une fois obtenus les premières lignées et les premiers hybrides simples du groupe C, il était possible de réaliser des essais de 2e type parallèlement à la continuation de ceux du 1er type.

Ce système de « Trois-Voies réciproques » a été appliqué à Versailles depuis 1954. Il semble logique et susceptible d'être généralisé dès que le matériel se présente en plusieurs séries. La recherche ou même la création de tels couples à analyser en sélection réciproque pourrait être un stade préliminaire très bénéfique dans beaucoup de cas.

3. Etude précise des combinaisons possibles. Hybrides simples.

Les Trois-Voies, réciproques ou non, permettent de détecter les lignées de bonne valeur hybride par rapport aux testeurs utilisés. Dans le cas où l'on envisage d'employer un de ces testeurs comme parents d'hybrides doubles, la répétition des essais Trois-Voies — avec les lignées fixées issues des meilleurs sélections en jeu dans le premier test — suffit pour la mise au point de la combinaison hybride double la plus favorable.

Si l'on veut pousser plus loin l'analyse des possibilités, on a recours aux tests en hybrides simples, plus précis mais plus difficiles à réaliser. La méthode la plus rigoureuse est alors celle des essais diallèles, avec toutes les combinaisons possibles entre les lignées « sorties » des essais Trois-Voies.

Dans le cadre de la sélection réciproque, on prendra des lignées de chaque groupe pour ce test diallèle, en nombre à peu près égal. On pourrait ne faire que les hybrides inter-groupes, mais l'ensemble des combinaisons inter et intra-groupes donne une information plus complète et c'est le système que nous avons employé.

4. Schémas de sélection.

En résumé, on peut donner les 2 schémas suivants pour l'étude de la valeur hybride, étude qui peut être entreprise à un stade plus ou moins avancé de la sélection généalogique, mettons en moyenne après 3 années d'autofécondation (lignées en cours de fixation, homozygotes à 50 + 25 + 12,5 = 87,5 p. 100).

a) **Méthode avec un seul testeur.**

1. Production de semences Trois-Voies avec un testeur A. B.
2. Essais de ces Trois-Voies.
3. Production des hybrides simples entre les lignées X, Y, Z... ayant donné les meilleurs Trois-Voies.
4. Production des hybrides doubles du type (X. Y) × (A. B).
5. Expérimentation des hybrides doubles.

b) **Méthode de sélection réciproque** entre 2 groupes C et D avec essai diallèle des meilleures lignées de chaque groupe.

1. Production de 2 séries de Trois-Voies :
— lignées C_1, C_2. . . . C_n × testeur $D_a \cdot D_b$
— lignées D_1, D_2. . . . D_n × testeur $C_a \cdot C_b$
2. Essais de ces 2 séries d'hybrides.
3. Production des hybrides simples toutes combinaisons entre les lignées des 2 groupes ayant donné les meilleurs résultats en Trois-Voies.
4. Essai diallèle des hybrides simples.
5. Production des hybrides doubles du type $(C_1 \cdot C_2) \times (D_1 \cdot D_2)$, les meilleurs d'après les résultats de l'essai diallèle.
6. Expérimentation des hybrides doubles.

Difficulté de réalisation. En principe, chaque étape des schémas précédents correspond à une année. En pratique, il est difficile de suivre un programme aussi rigoureux. En voici quelques raisons :

a) de nouvelles séries de lignées arrivent chaque année au stade étude de la valeur hybride et on ne peut attendre la fin du cycle en cours

pour les introduire dans le circuit. Il y a donc toujours chevauchement de plusieurs cycles et modification des programmes d'après la valeur attendue ou révélée de certaines descendances.

b) il est plus facile d'alterner les productions des deux séries de Trois-Voies que de les réaliser ensemble la même année.

c) les essais sur un an ne permettent pas toujours un tri suffisant et de toutes façons il est bon de les répéter, soit dans le temps sur deux ans, soit dans l'espace en plusieurs stations.

d) la production de semences hybrides simples toutes combinaisons n'est pas facile car les lignées n'ont pas toutes la même précocité de floraison. On ne peut pas toujours y faire entrer toutes les lignées désirées.

e) l'interprétation des résultats de rendement doit toujours être faite en fonction de la précocité de l'hybride. La mise au point des formules hybrides doubles doit ainsi tenir compte non seulement des rendements prévisibles mais aussi de la précocité recherchée.

II. — ETUDE DE LA VALEUR HYBRIDE EN TROIS-VOIES. CHOIX DES TESTEURS

L'ensemble des essais Trois-Voies est donc divisé en deux parties, qui sont l'étude de la valeur hybride :

1° des lignées d'origine européenne,

2° des lignées d'origine américaine.

Pour chacune de ces parties, le premier problème est le choix du ou des testeurs hybrides simples, choix très important puisque les résultats et leur utilisation vont en dépendre directement.

Parmi les critères sur lesquels ce choix peut être basé, citons :

— la valeur de cet hybride simple par rapport au groupe que l'on veut tester,

— la précocité et les caractères morphologiques principaux de chacune des 2 lignées entrant dans sa constitution : si ces lignées sont trop différentes l'une de l'autre, les disjonctions dans les Trois-Voies et surtout dans d'éventuels hybrides doubles seront importantes.

— la possibilité pratique d'en avoir des semences en quantité suffisante pour produire les semences des Trois-Voies.

1. Etude des lignées d'origine européenne. Testeurs américains utilisés. Essais internationaux.

Comme hybrides simples précoces à grain denté, nous disposions au départ des parents de W255 : WD × W9 × et WH × WJ.

Ces 2 testeurs ont été utilisés parallèlement dans un certain nombre d'essais, en particulier dans les premiers essais internationaux du pro-

gramme F. A. O. de coopération européenne (Comité Nord). Dans les stations comme Versailles, Zürich, Wageningen, les Trois-Voies avec H. J. se sont montrés en moyenne plus précoces et plus productifs que ceux avec D. 9., de sorte que seul H. J. a été retenu dans nos programmes personnels de 1955 à 1958.

Dans les essais internationaux, on a voulu garder 2 testeurs et D. 9. a été remplacé par l'hybride américain très précoce V3 × 103. A titre indicatif, le tableau 1 donne les résultats moyens obtenus dans 6 essais de 1958 pour les 4 meilleures lignées européennes présentes dans ces essais : 2 lignées autrichiennes AK et 2 lignées de Versailles FV.

TABLEAU I

Trois Voies sur testeurs américains

Moyennes des 6 essais 1958 de : Wageningen (Pays-Bas), Scharnhorst (Allemagne), Gleisdorf (Autriche), Zürich (Suisse), Versailles et Clermont-Ferrand (France).

Hybrides	Précocité		Rendement	
	Floraison	H. %	Qx/ha	% W 255
AK7 × H.J	— 1	33,2	75,6	109
AK8 × H.J	+ 1	37,4	79,8	115
FV8 × H.J	0	36.4	86,2	124
FV9 × H.J	— 2	34,4	78,0	112
Moyenne H.J	— 0,5	35,3	79,9	115
AK7 × V3.103	— 3	30,6	64,9	94
AK8 × V3.103	0	36,3	77,5	112
FV8 × V3.103	— 1	35,8	72,4	104
FV9 × V3.103	— 3	32,7	72,6	105
Moyenne V3.103	— 1,7	33,8	71,8	103
Témoins W 240	0	33,0	65,4	94
W 255	+ 4	34,4	69,4	100

Flor.: décalage moyen de la floraison femelle en jours par rapport à W 240.
H.% : humidité du grain à la récolte.
Qx/ha : quintaux/ha de grain à 15% d'eau. Dans tous les résultats donnés dans les tableaux suivants, les rendements sont ainsi toujours calculés sur cette base de 15% d'eau.

Le testeur V3. 103 ne semble pas présenter un gros intérêt malgré sa précocité. Le classement des lignées n'est pas le même suivant le testeur.

Avec H. J., le gain moyen de rendement des meilleurs Trois-Voies par rapport à W255 est assez remarquable, puisqu'il atteint 15 p. 100 sur une moyenne de 6 essais placés dans des situations bien différentes, ce qui implique des supériorités locales encore plus marquées. Précisons que ces essais ne sont entrepris à l'échelon international qu'avec des lignées

déjà testées dans les stations obtentrices : en principe c'est donc déjà un matériel trié pour la valeur hybride.

Les essais internationaux des années précédentes avaient déjà confirmé la valeur en combinaison avec H. J. des lignées suivantes :

— en 1956 : AK3, CH10 et CH11 (lignées suisses), NL42 (Pays-Bas), FC30, FV1.

— en 1957 : AK4, AK6, FC23, FV5.

L'ensemble des lignées ainsi repérées grâce à cette coopération internationale forme un matériel de haute valeur hybride par rapport au testeur H. J. et que l'on peut considérer comme de bonne valeur moyenne par rapport au groupe américain.

A la Station de Versailles, c'est encore ce testeur H. J. qui sera utilisé en 1959 dans des essais Trois-Voies destinés à étudier les jeunes lignées en cours de sélection dans le matériel à grain corné, nouvelles descendances de populations aussi bien que descendances d'hybrides simples européens (lignées de second cycle). A partir de 1960, d'autres testeurs à grain denté pourront être employés, comme nous allons le voir au cours de l'étude de la valeur hybride des lignées d'origine américaine.

2. Etude des lignées d'origine américaine. Testeurs Européens.

Dès l'obtention en 1953 des premiers hybrides simples entre nouvelles lignées françaises, ceux-ci ont été croisés avec quelques lignées américaines. Les premiers essais (en 1954 avec 6 lignées et 4 hybrides simples, en 1955 avec 9 lignées et 2 hybrides simples) ont montré de nettes différences de valeur hybride entre les lignées d'origine américaine et donc que ce genre de test réciproque présentait bien en pratique l'intérêt qu'on pouvait en attendre sur le plan théorique.

A partir de 1955, ce procédé a pu être appliqué de façon plus systématique, en particulier dans 2 séries d'essais réalisés en 1956 et 1958 et mis sur pied en coopération avec M. POPOW de la Station Fédérale d'Essais agricole de Zürich-Oerlikon.

Pour ces essais, les mêmes lignées d'origine américaine ont été croisées avec un hybride simple suisse et avec un hybride simple de Versailles, à savoir :

— CH4. CH10 et FV1. FV2 pour les essais de 1956

— CH4. CH5 et FV7. FV2 pour les essais de 1958.

Ces 2 types de testeurs représentent en quelque sorte deux sous-groupes à l'intérieur du grand groupe des maïs européens, ces lignées CH étant toutes du type Jaune de Bade à épis 8 rangs et gros grain et ces lignées FV étant tirées d'une même population française du Tarn à épis 12 rangs et grain moyen.

Sur le tableau 2 sont récapitulés les résultats obtenus dans ces essais pour quelques lignées caractéristiques. N'y figurent que les rendements relatifs d'après les moyennes des 2 essais réalisés à Versailles et à Zürich chacune des 2 années. Les 4 essais comportaient 3 ou 4 répétitions et leur précision était satisfaisante.

TABLEAU II

Trois-Voies sur testeurs européens.

Rendements relatifs, moyennes de 2 essais (Versailles et Zurich).

1956 - Lignées	× CH_4CH_{10}	× FV_1FV_2	Moyennes
Précoces:			
WH	99,4	103,4	101,4
WJ	93,8	98,8	96,3
W33	105,8	108,7	107,2
F165	103,0	111.0	107,0
F181	102,6	115,2	108,9
Demi-Précoces:			
W41A	102,6	111,5	107,1
W75	104,2	107,0	105,6
W79A	118,7	118,5	118,6
W325A	95,0	112,3	103,6
F115	94,5	115,1	104,8

1958 - Lignées	× CH_4CH_5	× FV_7FV_2	Moyennes
Très Précoces:			
F101	108,4	102,4	105,3
F102	103,1	96,9	100,0
V3 (USA)	106,5	94,2	100,4
Précoces:			
F104	105,0	102,9	103,9
F165	108,7	106,3	107,4
F181	111,7	107,4	109,5
Demi-Précoces:			
F115	98,2	108,5	103,4
W79A	125,2	117,9	121,5
W182E	115,5	118,1	116,8

100=62,0 Qx/ha en 1956 - INRA 200=63,2 Qx/ha .Diff. sign.=8,1%
100=76,7 Qx/ha en 1958 - INRA 200=72,7 Qx/ha .Diff. sign.=9,4%

Les lignées en jeu sont de 2 sortes :

a) des lignées W sélectionnées aux U. S. A. Certaines montrent une très bonne valeur hybride par rapport au groupe européen, entre autres W33 dans les précoces, W79A et W182E dans les demi-précoces.

b) des lignées F sélectionnées à Versailles à partir d'hybrides à grain denté. F165 et F181 sont bonnes avec les 2 testeurs dans les 2 séries d'essais, F115 n'est bonne qu'avec le testeur FV.

Des lignées comme W41A, W325A, F115 ont un comportement bien

différent suivant le testeur. Dans la plupart des essais où intervenaient ainsi plusieurs testeurs, un calcul factoriel met en évidence une interaction lignée × testeur, assez faible mais significative.

Par exemple, pour les 2 essais 1956 de Versailles et de Zürich, avec 22 lignées croisées par les 2 testeurs FV et CH, l'analyse factorielle donne les rapports de variance suivants :

	D. I.	Variances	F.	F. (0,5)	Concl.
Effet principaux:					
Lignées	21	241,65	8,14	2,05	sign.
Testeurs	1	936.01	31,54	4,32	sign.
Essais	1	9,82	0,33	4,32	non sign.
Interactions:					
L × T	21	64,05	2,16	2,05	sign.
L × E	21	48,18	1,62	2,05	non sign.
T × E	1	4,64	0,16	4,32	non sign.
Erreur résiduelle:	21	29,68			

L'effet « Lignées » reste supérieur à l'interaction L × T, ce qui cadre bien avec le principe de la sélection réciproque. Mais cela ne va pas jusqu'à la possibilité de caractériser chaque lignée d'un groupe par une valeur hybride « semi-générale » par rapport à l'autre groupe. A fortiori, il ne peut être question d'une valeur hybride générale par rapport à n'importe quel partenaire.

3. Utilisation des résultats des Trois-Voies.

En dehors de leur utilisation pour la sélection proprement dite, les résultats des Trois-Voies peuvent être exploités pour la mise au point de formules hybrides doubles et aussi pour la recherche de nouveaux testeurs.

a) Dans les limites de la précision des essais, la moyenne des 2 Trois-Voies : A × (C. D) et B × (C. D).

ou C × (A. B.) et D × (A. B.)

donne une estimation valable de la valeur de l'hybride double (A. B.) × (C. D.).

Ainsi par exemple, d'après le tableau 2, les meilleurs hybrides doubles seraient les formules :

(W 182 E . W 79 A) × (CH 4 . CH 5)

et (W 182 E . W 79 A) × (FV 7 . FV 2)

Cette dernière combinaison est prévue dans notre programme 1959 de fabrication d'hybrides expérimentaux et sera en essais de vérification à partir de 1960.

C'est d'une manière semblable qu'avait été mis au point l'hybride

double INRA 200 = (FV 7 . FV 2) × (WH . WJ) d'après les résultats des Trois-Voies sur H. J. faits avec les premières lignées de Versailles.

b) S'il faut être prudent dans le changement des testeurs, étant donné l'impossibilité de transposer systématiquement les résultats de valeur hybride, il faut tout de même profiter au maximum des progrès possibles d'un cycle de sélection au suivant.

Les meilleurs lignées d'un groupe pour leur valeur hybride par rapport à plusieurs testeurs de l'autre groupe donneront des testeurs de valeur moyenne supérieure pour le cycle suivant.

Par exemple, toujours d'après le tableau 2, des hybrides simples précoces comme(F 181 . F 165)ou (F 181. F 101) ont plus de valeur que H . J comme partenaire à grain denté et il est important d'utiliser cette supériorité pour tester les nouvelles lignées à grain corné. La méthode des Trois-Voies réciproques permet une évolution par paliers des testeurs de chaque groupe.

III. ESSAIS D'HYBRIDES SIMPLES

Malgré l'efficacité certaine des seuls tests en Trois-Voies il est nécessaire à certains stades de la sélection de préciser les combinaisons entre les lignées prises 2 à 2, dans la mesure du possible en croisements diallèles comprenant tous les hybrides simples possibles entre les meilleures lignées détectées en Trois-Voies.

Etant donné l'homogénéité entre plantes, les essais d'hybrides simples sont plus facilement d'une très bonne précision que les essais de Trois-Voies et surtout que les essais d'hybrides doubles. Sur le plan pratique, la difficulté est d'en produire les semences, mais les conclusions qu'ils permettent compensent largement cette difficulté.

A priori, il serait très souhaitable d'étudier les relations lignées-hybrides simples en faisant l'essai des lignées parentes parallèlement aux essais d'hybrides simples. Cela a été tenté, sans succès. La différence de vigueur est telle que les interactions variété × milieu deviennent énormes, surtout dans les conditions de croissance limites qui sont celles de Versailles pour certaines lignées. Nous avons eu plusieurs exemples de lignées dont le rendement était nul certaines années alors que les hybrides correspondants étaient normaux quelle que soit l'année. Les travaux américains impliquant de telles comparaisons lignées-hybrides sont d'ailleurs peu précis et peu convaincants.

1. Essais diallèles.

Un essai de ce type a pu être réalisé chaque année de 1954 à 1958 avec des séries de 7 à 10 lignées, moitié du groupe européen C, moitié du groupe américain D.

Plutôt que de donner le détail de l'un ou l'autre de ces essais, détail qui nécessiterait plusieurs pages de chiffres, le tableau 3 se contente de donner les rendements obtenus pour 6 hybrides simples communs aux essais de 1956, 1957 et 1958, hybrides simples représentant les 6 combinaisons possibles entre les 4 lignées suivantes :

— FV 7 : Lignée sélectionnée à Versailles dans une population française du Tarn (Groupe C)
— EP 1 : Lignée sélectionnée à Pontevedra dans une population espagnole précoce (groupe C)
— W 33 : lignée du Wisconsin (Groupe D)
— F 115 : Lignée sélectionnée à Versailles dans un hybride simple américain (groupe D).

TABLEAU III

Rendements tirés d'essais diallèles
(*Rendements relatifs en % de la moyenne des* 6 h. s.)

Hybrides	Type	1956	1957	1958	Moyenne
FV 7 × EP 1	C × C	96,3	92,7	99,0	96,0
W 33 × F 115	D × D	84,1	95,8	86,8	88,9
FV 7 × W 33	C × D	110,6	100,6	96,9	102,7
FV 7 × F 115	C × D	100,1	109,5	102,9	104,2
EP 1 × W 33	C × D	108,0	99,4	103,9	103,8
EP 1 × F 115	C × D	100,9	101,9	110,6	104,4
100 = Quintaux/ha		84,9	84,6	81,9	83,8
Diff. sign. des essais		5,9	4,9	5,8	—

On remarquera que les meilleures combinaisons sont celles du type C × D :

— moyenne des 4 hybrides C × D : 103,8 p. 100
— moyenne des 2 autres hybrides : 92,4 p. 100

Ce n'est pas un cas particulier, car cela se vérifie sur l'ensemble des hybrides présents dans les différents essais, ainsi que l'indique le tableau suivant. Sur ce tableau 4 sont portées les moyennes relatives de toutes les combinaisons de même type. Les chiffres entre parenthèses indiquent

TABLEAU IV

Rendements relatifs par type de combinaison

Type d'hybrides	1956	1957	1958	Moyenne
C × C	103,3 (3)	97,3 (6)	97,3 (3)	99,3 (12)
D × D	90,8 (6)	93,6 (6)	94,0 (6)	92,8 (18)
C × D	105,9 (12)	103,9 (16)	103,7 (12)	104,5 (40)
100 = Qx/ha,	74,0 (21)	77,0 (28)	83,8 (21)	78,3 (70)

le nombre d'hybrides intervenant dans chaque moyenne. Dans ces trois essais, les différents types d'hybrides avaient des précocités moyennes équivalentes.

La supériorité moyenne des combinaisons C × D est de près de 12 p. 100 par rapport aux combinaisons D × D et de 5 p. 100 par rapport aux combinaisons C × C. C'est une excellente vérification du bien-fondé et des possibilités de la sélection réciproque entre les 2 groupes C et D.

En dehors de ce genre de conclusion sur les moyennes, les essais diallèles donnent de précieuses indications sur la valeur de certaines combinaisons spécifiques et sur les possibilités en hybride double des lignées en jeu. En effet un essai diallèle avec les $\frac{n(n-1)}{2}$ hybrides simples possibles avec n lignées permet d'avoir une bonne estimation des $\frac{n(n-1)\,(n-2)(n-3)}{8}$ hybrides doubles possibles (210 avec seulement 8 lignées).

2. Prévision de la valeur des hybrides doubles à partir de celle des hybrides simples.

Les études américaines à ce sujet sont relativement anciennes (Jenkins, 1934 ; Johnson, 1936 ; Hayes, 1943). En bref, elles tendent à montrer que la meilleure estimation d'un hybride double A. B × C. D est donnée par la formule :

$$A \cdot B \times C \cdot D = \frac{(A \times C) + (A \times D) + (B \times C) + (B \times D)}{4}.$$

Cela revient à négliger la valeur des parents A × B et C × D en ne tenant compte que des combinaisons croisées entre chaque lignée d'un parent et chaque lignée de l'autre.

Cette formule a été proposée et vérifiée aux U. S. A. sur un matériel génétiquement moins varié que le nôtre. Il était important d'en connaître la valeur dans nos conditions. Pour se faire, deux essais spéciaux ont été réalisés en 1956 et 1957, en nous limitant à 5 lignées de base (2 du groupe C et 3 du groupe D).

Avec 5 lignées, il y a 10 hybrides simples et 15 hybrides doubles possibles : ces 25 combinaisons ont été mises ensemble en essais de rendement à 6 répétitions, avec un dispositif en « lattice carré balancé ».

Les résultats de chacun des 15 hybrides doubles ont été comparés aux moyennes :

— d'une part, des 4 hybrides simples intervenant dans la formule, que l'on a appelé les 4. N. P. (non parents de l'hybride double)

— d'autre part, des 2 hybrides simples parents P.

Deux graphiques montrent la répartition des points obtenus dans le cas des rendements en grain de l'essai 1957.

Rendements réels et rendements calculés de 15 hybriques doubles :

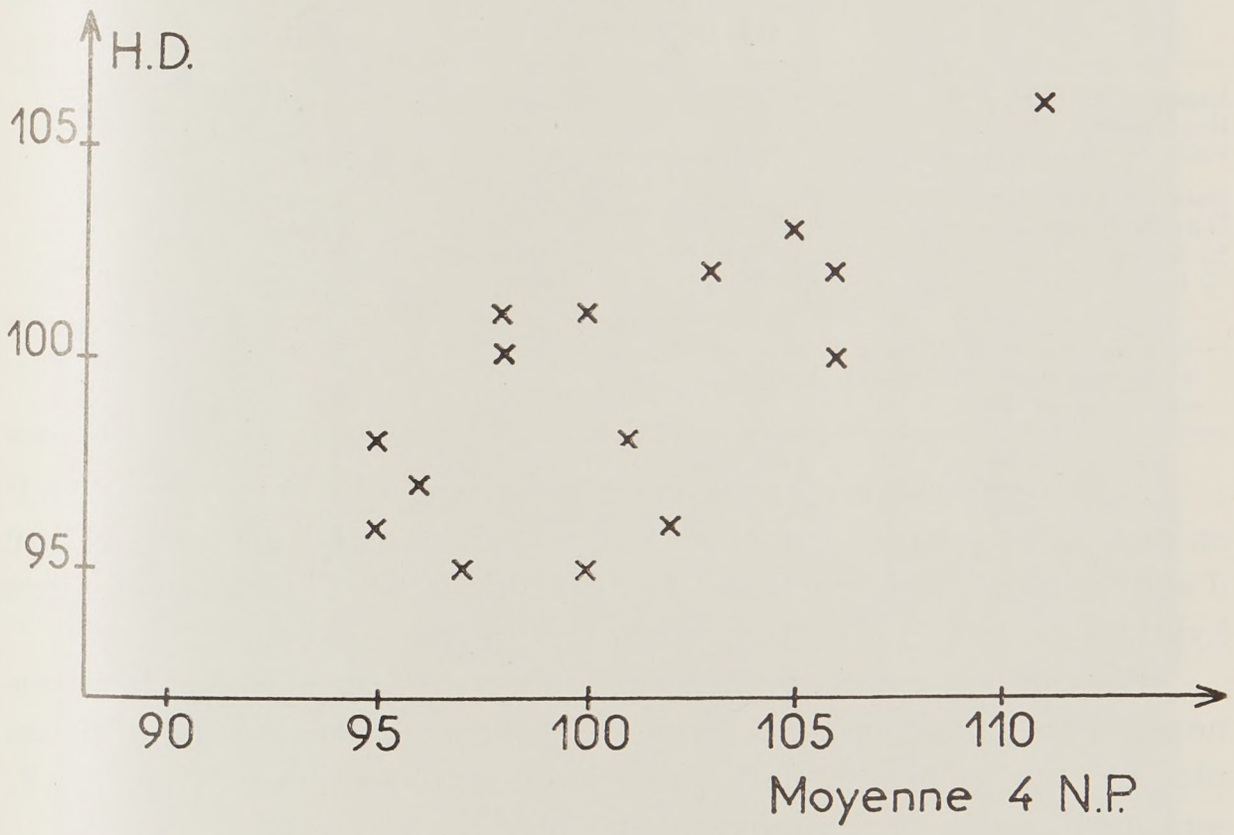
— d'après la moyenne des 4 hybriques simples non parents N. P.

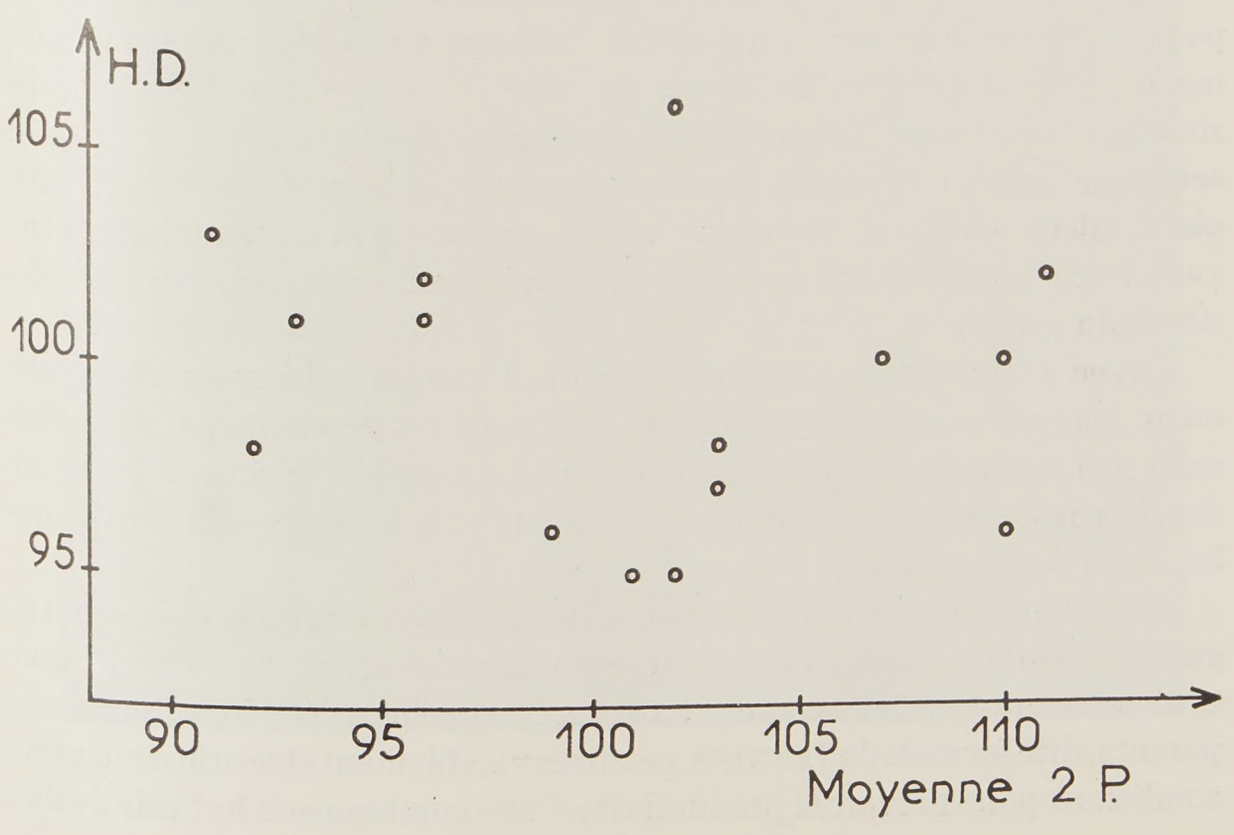
(graphique du haut : $r = 0{,}70$)

— d'après la moyenne des 2 hybriques simples parents P.

(graphique du bas : $r = 0{,}15$)

ESSAI DE 1957





Le tableau 5 donne les coefficients de corrélation entre les valeurs réelles des hybrides doubles et les valeurs calculées avec en plus, à titre indicatif, les moyennes générales des 15 hybrides doubles et des 10 hybrides simples.

TABLEAU V

	Corrélations		Moyennes	
	H.D./4 N. P.	H. D./2 P.	15 H. D.	10 H. S.
Rendement Qx/ha 1956	0,63 ++	0.03 —	69,1	69,2
Rendement Qx/ha 1957	0,70 ++	0.15 —	76,3	77,6
Poids de 1000 grains 1957	0,72 ++	0,48 —	252	257
Date de floraison femelle 1956 ...	0,37 —	0,26 —	30/7	31/7
Date de floraison femelle 1957 ...	0,61 +	0,60 +	29/7	30/7
% Eau dans le grain 1956.....	0,64 ++	0,09 —	30,5	31,0
% Eau dans le grain 1957.....	0,74 ++	0,47 —	33,7	33,9

++ = hautement significatif (limite pour P. 0,01 = 0,62)
+ = significatif (limite pour P. 0.05 = 0,49)
— = non significatif

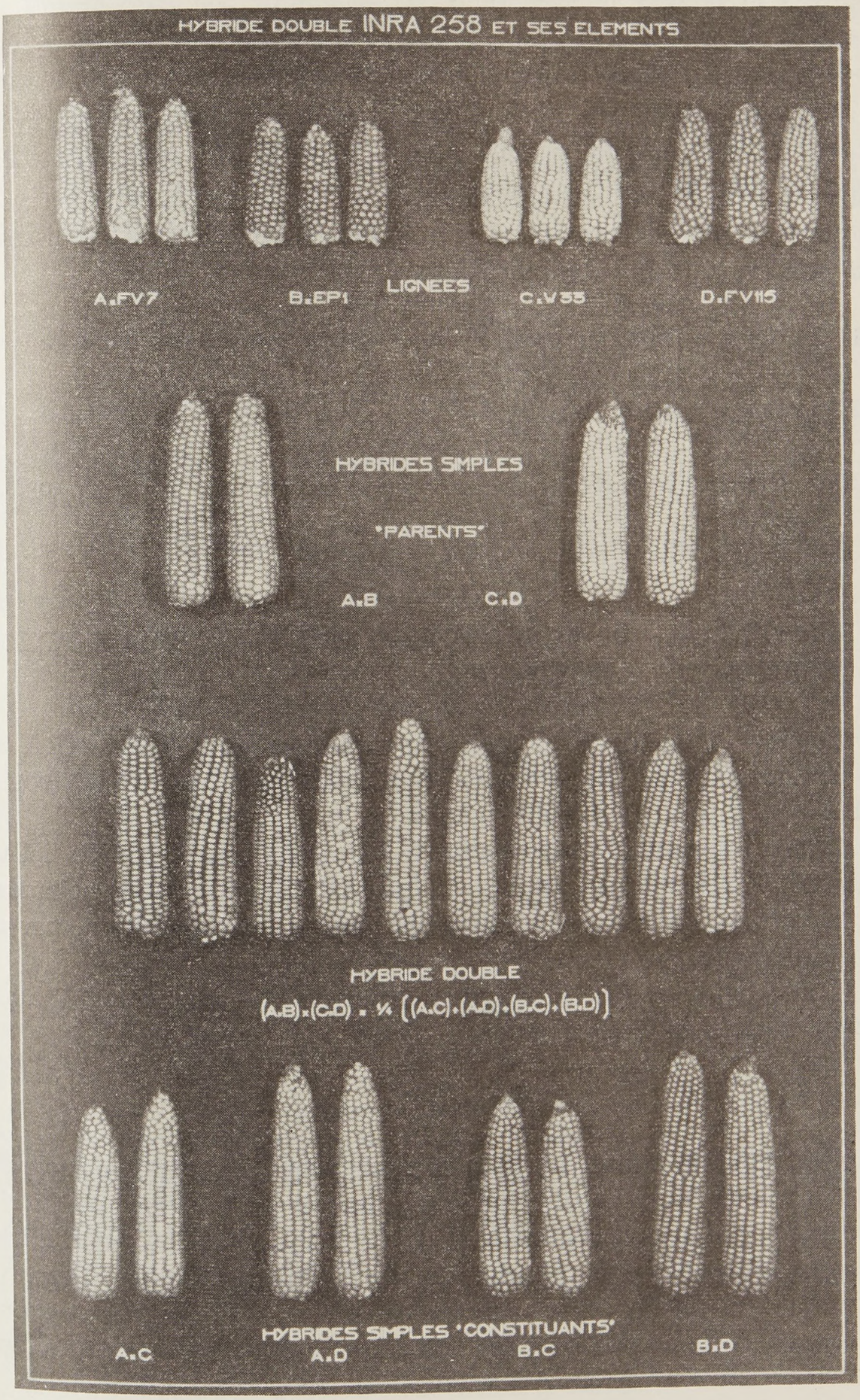
Dans l'ensemble la corrélation est très bonne avec la moyenne 4 N. P. en particulier pour les rendements et surtout dans l'essai 1957 qui était d'ailleurs plus précis que celui de 1956 (différence significative entre 2 hybrides de 4,1 p. 100 en 1957, contre 8, 3 p. 100 en 1956).

Par contre la corrélation pour les rendements est nulle avec la moyenne des 2 Parents, donc toute formule faisant intervenir ces hybrides simples parents, par exemple la moyenne des 6 hybrides 4 N. P. + 2 P., sera moins bonne que la moyenne 4 N. P.

Pour la précocité de floraison, les résultats sont moins probants : on peut expliquer cela par la qualité des semences qui joue beaucoup dans nos conditions difficiles de départ de végétation : les semences hybrides simples récoltées sur lignées sont plus fragiles, moins bien mûries, que les semences hybrides doubles récoltées sur un « porte-graine » hybride simple. C'est un simple effet maternel, mais qui joue très irrugulièrement suivant les lignées. L'écart moyen de 1 jour entre la floraison des hybrides simples et celle des hybrides doubles relève de la même explication.

Pour la précocité de maturité d'après l'humidité du grain à la récolte on retrouve les mêmes conclusions que pour les rendements. Les effets maternels seraient alors suffisamment « tamponnés », bien que les hybrides simples restent en moyenne légèrement plus humides à la récolte que les hybrides doubles.

Pour qui connaît la difficulté d'obtenir des corrélations hautement significatives dans le cas d'un caractère global comme le rendement, ces résultats montrent que la formule faisant intervenir les 4 hybrides simples non parents, dite formule de JENKINS, peut très valablement être utilisée dans nos conditions pour prévoir la productivité d'une combinaison hybride double.


HYBRIDE DOUBLE INRA 258 ET SES ELEMENTS
A.FV7
B.EP1
LIGNEES
C.W38
D.FV115
HYBRIDES SIMPLES
"PARENTS"
A.B
C.D
HYBRIDE DOUBLE
(A.B).(C.D) = ¼ [(A.C).(A.D).(B.C).(B.D)]
HYBRIDES SIMPLES 'CONSTITUANTS'
A.C
A.D
B.C
B.D

Cette possibilité de prévision de la valeur d'un grand nombre d'hybrides doubles à partir de quelques hybrides simples renforce considérablement l'intérêt des essais d'hybrides simples.

Exemple d'application de cette formule

Reprenons les résultats des hybrides simples entre les lignées FV 7, EP I, W 33, et F 115 (tableau 3). Ces 4 lignées peuvent être arrangées en hybride double de 3 façons différentes et la formule de JENKINS va nous indiquer le meilleur arrangement, qui correspond d'ailleurs à l'utilisation de la supériorité des 4 combinaisons de type corné × denté.

$$(FV7 \cdot W33) \times (EPI \cdot F115) = \frac{96{,}0 + 104{,}2 + 103{,}8 + 88{,}9}{4} = 98{,}2$$

$$(FV7 \cdot F115) \times (EPI \cdot W33) = \frac{96{,}0 + 102{,}7 + 104{,}4 + 88{,}9}{4} = 98{,}0$$

$$(FV7 \cdot EPI) \times (W33 \cdot F115) = \frac{102{,}7 + 104{,}2 + 103{,}8 + 104{,}4}{4} = 103{,}8.$$

Cette dernière formule est celle de l'hybride double INRA 258.

IV. — VALEUR DES NOUVEAUX HYBRIDES DOUBLES PRECOCES FRANCO-AMÉRICAINS.

Dans le groupe des maïs précoces, trois hybrides doubles INRA ont été inscrits au Catalogue français ces dernières années : INRA 200 et INRA 244 en 1957, INRA 258 en 1958.

Comme nouveauté intéressante il faut y ajouter l'hybride hollandais C. I. V. 7, inscrit en 1957. Comme les INRA, cet hybride hollandais est la produit du croisement d'un hybrique simple américain, par un hybride simple européen.

Ces 4 hybrides sont à comparer aux hybrides américains W 240 et W 255 cultivés en France depuis 1950.

1. Résultats d'essais.

Les résultats d'ensemble les plus précis dont nous disposons proviennent des essais réalisés pour l'épreuve culturale d'Inscription au Catalogue, essais où l'on fait systématiquement figurer toutes les variétés intéressantes d'un groupe de précocité donnée à côté des variétés à l'épreuve. Ce sont des essais en petites parcelles, en général à 4 répétitions, semés à la main à densité double et éclaircis pour assurer un peuplement très régulier, condition essentielle de la validité des comparaisons.

Pour la groupe 1 (maïs précoces d'indice 200 à 300), il y a chaque année une douzaine d'essais répartis de l'Oise à la Limagne et de l'Ille-

et-Vilaine à la Côte d'Or (1). Ne sont retenus que les essais d'une précision suffisante (différence significative inférieure à 15 p. 100).

Malgré certaines différences de comportement suivant la région et suivant l'année (interactions variétés × essais et variétés × années généralement significatives), les moyennes restent un très bon élément d'appréciation. Sur le tableau 6 figurent, pour les 6 variétés en cause, les résultats moyens des 30 essais retenus pour les années 1956 (10 essais), 1957 (9 essais) et 1958 (11 essais). Le peuplement moyen dans ces essais était de 57.000 plantes à l'hectare.

TABLEAU VI

Rendements	Quintaux/ha de grain à 15% d'eau				Relatif % W 255
	1956	1957	1958	Moyenne	Moyenne
W 240	54,9	49,1	59,8	54,7	94
W 255	55,1	53,1	65,5	57,9	100
INRA 200	59,7	61,5	69,3	63,5	110
INRA 244	59,9	57,1	70,9	62,6	108
INRA 258	63,2	63,8	74,3	67,1	116
C.I.V. 7	62,1	62,7	72,7	65,8	114

Pour les rendements et à densité de peuplement égale, INRA 200 donne en moyenne 9 qx/ha (16 p. 100) de plus que W 240, le témoin américain qui lui est le plus comparable. L'écart est du même ordre entre INRA 258 et W 255.

Précocité et autres caractères	Flor.	H %	V.U. %	P.g.	Dép.	R.V.
W 240	0	34,0	58,7	250	4	3
W 255	+ 1	35,6	59,3	260	1	5
INRA 200	— 4	35,7	61,8	320	8	8
INRA 244	0	36,1	57,4	270	7	5
INRA 258	0	37,4	57,2	300	8	8
C.I.V. 7	+ 1	37,8	54,4	360	9	9

Flor. = décalage de la floraison femelle en jours par rapport à W 240.
H % = humidité du grain à la récolte (dans les essais dépassant 34% c'eau en moyenne.)
V. U.% = valeur utile des épis frais (nombre de kg de grain à 15% d'eau fourni par 100 kg d'épis à la récolte.)
P. g. = poids de 1000 grains à 15% d'eau, en grammes.
Dép. = note sur 10 de vigueur au départ (tolérance au froid.)
R. V. = note sur 10 de résistance à la verse.

(1) Ces essais sont réalisés par les services et responsables suivants :
— Expéri:mentation extérieure de la Station centrale (M. de FOSSEUX.
— Expérimentation de la Ferme de la Minière (S. et O.) M. FELIX).
— Station d'Amélioration des Plantes de Clermont-Ferrand (M. KISS).
— Station d'Amélioration des Plantes de Dijon (M. de LAREMBERGUE).
— Station d'Amélioration des Plantes de Rennes (M. PARNEIX).

Pour la précocité, les décalages à la floraison ne se retrouvent pas bien dans l'humidité du grain à la récolte, les deux Wisconsin étant ceux qui présentent les moins fortes teneurs en eau. Cela s'explique, en partie par leur sensibilité au Fusarium qui provoque un dessèchement prématuré des plantes, en partie par leur type de grain : petit grain pour W 240 et grain denté pour W 255. Après acquisition de la maturité physiologique (38-40 p. 100 d'eau), les petits grains se dessèchent en effet plus vite que les gros grains et les grains dentés plus vite que les grains cornés ou cornés-dentés.

2. Extension en culture.

Grâce à la Fédération Nationale des Producteurs de Semences de Maïs, ces nouveaux hybrides ont pu être très rapidement mis à la disposition des agriculteurs. Les productions de semences en ont été intensifiées en 1958 et les disponibilités pour la campagne 1959 atteignaient plus de 16.000 quintaux permettant l'emblavement de quelques 60.000 ha avec ces 4 nouvelles variétés, sur les 100.000 ha. prévus en maïs précoce.

Certaines observations et recommandations ont déjà été données en plusieurs occasions. Résumons-les brièvement.

— INRA 200 est un maïs à développement végétatif assez limité que l'on peut avec intérêt cultiver à peuplement fort, de l'ordre de 80.000 plantes/ha. Dans des essais spéciaux à plusieurs densités faits en 1957 et 1958, années pluvieuses il est vrai, et dans des terres riches (Rennes et Versailles), le rendement maximum a été obtenu à la plus forte densité, qui était de 90 à 100.000 plantes/ha dans chacun des 4 essais. A cette densité, il rendait d'ailleurs autant que INRA 258 à la densité 75.000, optimum pour cette variété dans ces essais (1).

— INRA 244 n'a pas une très bonne résistance à la verse à maturité et son autre défaut est qu'il se dépouille assez mal au Corn-Picker. Malgré ces défauts, il est nettement supérieur à W 240 et W 255.

— C. I. V. 7 est une variété très productive, surtout dans les régions assez humides, avec un bon départ au froid et une très bonne résistance à la verse. Elle présente deux inconvénients relativement mineurs : sensibilité au charbon sur épis et grain très gros moins commercial qu'un petit grain.

— INRA 258, bien qu'il n'ait pas encore été en grande culture en 1958 comme les 3 précédents, peut être considéré comme un maïs très productif et très résistant à la verse. Il n'a pas de grave défaut mais une

(1) Ces très fortes densités reposent le problème de certaines techniques : pour assurer la meilleure répartition des plantes sur le terrain, il y a alors probablement intérêt à diminuer l'écartement entre lignes jusqu'à 60 ou 50 cm. Mais les « Corn-picker » actuels ne pouvant récolter à ces écartements, cela nécessite l'emploi de la moissonneuse-batteuse et le séchage immédiat du grain. Déjà utilisé dans les régions méridionales, l'emploi de la moissonneuse-batteuse peut se développer pour les maïs précoces, malgré certains inconvénients. A ce moment, la sélection pourrait être orientée vers des maïs très précoces, plus précoces que INRA 200, à cultiver obligatoirement à faible écartement et peuplement très dense.

critique qu'on peut lui faire est son aspect assez peu homogène en taille et forme des épis.

Un hybride double n'est jamais très homogène car il y a des disjonctions venant automatiquement des lignées en jeu. Cette hétérogénéité est plus ou moins marquée suivant les différences entre les lignées constitutives de chaque hybride simple. Dans INRA 258, chaque hybride simple est constitué d'une lignée à épi long et cylindrique (FV 7 et F 115) et d'une lignée à épi assez court et légèrement conique (EP I et W 33), d'où des épis de forme plus ou moins ramassée chez l'hybride double.

3. Nouveaux objectifs possibles.

Les possibilités des croisements franco-américains ne sont sûrement pas épuisées : on continuera donc à suivre cette voie encore un certain temps, avec les mêmes objectifs généraux : productivité, précocité, résistance à la verse et aux maladies etc... Comme on vient de le dire à propos de l'hybride INRA 258, on recherchera aussi une meilleure homogénéité de ce type d'hybrides. Mais d'autre part, il est nécessaire de penser aux exigences particulières de certains utilisateurs et en ce sens, la sélection d'hybrides à grain soit purement corné, soit purement denté, doit être envisagée.

a) Homogénéité des hybrides.

Surtout en ce qui concerne la précocité de maturité et la régularité des épis, c'est un facteur non négligeable de facilité de récolte et de conditionnement.

Les seuls hybrides vraiment homogènes sont les hybrides simples. Jusqu'à présent, aucune maison de semences n'a recommandé ouvertement la culture des hybrides simples : il faut dire que le prix des semences serait 3 à 5 fois plus élevé que celui des semences hybrides doubles et aussi qu'une bonne « qualité » de ces semences serait plus difficile à assurer régulièrement.

Mais la recherche d'une homogénéité suffisante est possible dans le cas des hybrides doubles. Il suffit que les lignées entrant dans chaque hybride simple se ressemble phénotypiquement pour quelques caractères dont les plus importants sont la précocité, la forme et la hauteur d'insertion des épis, la taille du grain, sa couleur et sa texture. Ceci est réalisable si le matériel lignées dont on dispose est suffisamment vaste pour qu'un choix de ce genre soit possible à égalité de valeur hybride.

Une autre solution est de croiser dans chaque hybride simple parent, ou au moins dans l'un des deux, des lignées génétiquement voisines, c'est-à-dire plus ou moins apparentées. L'hétérosis sera alors faible et les hybrides simples moins productifs, mais nous avons vu que la valeur d'un

hybride double ne dépendait pas de celle des hybrides simples parents et donc que 2 hybrides simples « faibles » peuvent donner un très bon hybride double.

Si l'on pousse l'apparentement à la limite pour l'un des 2 partenaires, ce partenaire est alors une lignée et l'on arrive à l'hybride Trois-Voies, normalement plus homogène que l'hybride double. Certaines stations américaines ont proposé de telles formules Trois-Voies. Elles ne semblent pas jusqu'à présent vouloir détrôner les formules hybrides doubles. Dans ce cas, c'est l'hybride simple qui sert de parent femelle et la lignée de parent mâle : la qualité de ces semences Trois-Voies est alors la même que celle des semences hybrides doubles.

Ces différentes solutions d'amélioration de l'homogénéité des hybrides proposés à la culture seront étudiées ces prochaines années.

b) **Type de grain.**

Les hybrides franco-américains donnent un grain de texture intermédiaire corné-denté.

Pour les usages courants en alimentation du bétail, cette texture ne semble pas avoir d'importance sur le plan valeur nutritive, mais les éleveurs de volailles demandent du grain corné et pour le gros bétail, le grain denté qui s'écrase plus facilement est peut-être préférable.

L'industrie de l'amidonnerie, qui traite près de 2 millions de quintaux annuellement travaille de préférence des grains dentés. Au contraire, la semoulerie-maïzerie (800.000 qx) exige des grains très cornés.

Par ailleurs, la vitesse relative de séchage des grains dentés est un point à ne pas négliger et des maïs précoces à grain denté, à égalité de rendement par rapport aux cornés-dentés, auraient sur ceux-ci l'avantage d'un séchage plus rapide.

Toutes ces raisons font qu'il serait important de prévoir des hybrides plus spécialisés que les types cornés-dentés actuellement proposés. Evidemment, cela remet en cause le système de sélection réciproque entre les groupes européen et américain. Tout en poursuivant cette méthode que l'on sait efficace, on étudiera parallèlement les possibilités d'hybrides purement cornés et d'hybrides purement dentés.

Le système réciproque peut d'ailleurs être appliqué à l'intérieur de chaque groupe : c'est une question de choix de testeurs appropriés et de subdivisions de chaque groupe en 2 sous-groupes assez différents.

Cette application de la méthode réciproque à des séries moins différentes entre elles au départ que les groupes européen et américain doit permettre de savoir dans quelle mesure ce nouveau procédé de sélection pour la valeur hybride est d'un intérêt général.

CONCLUSION

En un premier cycle de 10 ans, la méthode de sélection réciproque a permis de fournir à la culture des hybrides précoces franco-américains dont la supériorité par rapport aux hybrides d'origine américaine est de l'ordre de 15 p. 100.

Ce progrès considérable est la résultante de 2 facteurs inséparables :

— d'une part, la valeur hybride des croisements sélectionnés, tant par le système Trois-Voies que par le système des essais diallèles d'hybrides simples.

— d'autre part, les qualités d'adaptation à nos conditions, en particulier la tolérance au froid des plantules, apportées par les partenaires d'origine européenne.

Les prochains paliers d'amélioration seront forcément de moindre amplitude. Certains programmes de sélection seront orientés vers des objectifs de plus en plus spécialisés.

D'après les résultats obtenus dans l'étude de la valeur hybride, il nous semble que la méthode de sélection réciproque entre groupes d'origine génétique distincte mérite d'être suivie. Même s'il s'agit de rechercher des hybrides à grain purement corné ou à grain purement denté, la méthode consistera à étudier l'une par rapport à l'autre des séries à type de grain identique, mais différentes pour d'autres caractères ou d'après leur origine géographique. La variabilité entre les différents maïs à grain corné, aussi bien qu'entre les diverses origines de maïs à grain denté, est probablement suffisante pour que l'on puisse en attendre des possibilités d'hétérosis satisfaisantes.

Reçu pour publication en mai 1959.

RÉSUMÉ

La méthode de sélection réciproque pour la valeur hybride entre le groupe des maïs européens à grain corné et celui des maïs américains à grain denté a donné de bons résultats.

La base de cette sélection réciproque est la réalisation de 2 séries d'essais d'hybrides Trois-Voies, entre des lignées d'un groupe et des testeurs hybrides simples de l'autre groupe.

Les meilleures combinaisons sont ensuite précisées par des essais d'hybrides simples. On a vérifié la formule de prévision de la valeur des hybrides doubles possibles à partir de celle des hybrides simples.

Les nouveaux hybrides précoces franco-américains INRA présentent dans nos conditions une supériorité de rendement d'environ 15 p. 100 par rapport aux hybrides américains de même précocité. Leur utilisation en culture est déjà importante.

Une telle méthode réciproque pourrait être appliquée à d'autres objectifs que la réalisation d'hybrides doubles franco-américains. Elle semble correspondre à une utilisation rationnelle de l'hétérosis.

SUMMARY

Reciprocal selection and early french-american corn hybrid.

The method of reciprocal selection of combining ability between the group of european flint corn and the group of american dent corn, has given good results.

The basis of this reciprocal selection is the realisation of two series of trials of three-way crosses, between lines of one group and single-cross hybrids of the other group, used as testers.

The best combinations are then precised by trials of single-cross hybrids. We have tested the predicted value of the possible double-cross hybrids from the value of single-cross hybrids.

The new early french-american hybrids « INRA » show, under our conditions, a superiority in yield of about 15 p. 100, compared with the american hybrids of the same earliness. They are already largely grown.

Such a reciprocal method could be applied to objectives other than the realisation of french-american double-cross hybrids. It seems to correspond to a rational use of heterosis.

Взаимная селекция и гибридные франко-американские ранние кукурузы.

Кс. ЛАСКОЛЬС.

РЕЗЮМЕ

Метод взаимной селекции для гибридной ценности, между группой европейских кукуруз с роговым зерном и американскими зубовыми, дал хорошие результаты.

База этой взаимной селекции-реализация двух серий испытаний трехмежных гибридов между линиями одной группы и контрольных простых гибридов другой группы.

Лучшие комбинации уточняются, затем, испытанием простых гибридов.

Формула предвидения возможной ценности двойных гибридов была проверенна, исходя от ценности простых гибридов.

Новые скороспелые франко-американские гибриды «INRA» проявляют, в наших условиях, повышение урожая около 15-ти%, по отношению к американским гибридам такой-же скороспелости. Они уже широко используются в производстве.

Такой взаимный метод, помимо реализации двойных франко-американских гибридов, может быть приложим к другим об'ективам. Он, повидимому, отвечает рациональному использованию гетерозиса.

ZUSAMMENFASSUNG

Reziproke Züchtung und frühreife franko-amerikanische Maïshybriden.

Die Züchtungsmethode durch reziproke Kreuzungen zwischen der Gruppe europäischer Hartmaïssorten und amerikanïschen Zahnmaïssorten ergab gute Resultate.

Das Prinzip dieser Züchtung ist die Durchführung von 2 Serien Versuchen mit « three way crossings » zwischen Linien einer Gruppe und Testpflanzen einfacher Kreuzungen der anderen Gruppe.

Die besten Kombinationen werden dann durch Versuche mit einfachen Hybriden bestimmt. Die Voraussageformel des Wertes der möglichen Doppelhybriden dank des Wertes der einfachen Hybriden wurde geprüft.

Die neuen frühreifen franco-amerikanischen Hybriden I. N. R. A. weisen in unseren Verhältnissen einen Mehrertrag von ungefähr 15 p. 100 gegenüber amerikanischen Hybriden gleicher Reife auf. Ihre praktische Verwendung ist schon bedeutend.

Eine solche Züchtungsmethode, die einer rationnellen Benützungd er Heterosiswirkung entspricht, könnte ebenfalls für andere Ziele dienen.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Cauderon (A.). — Hétérosis et sélection réciproque chez le maïs. Conférence Eucarpia, 1959.

Comstock (R. E.), Robinson (H. F.) and Harvey (P. H.). — A breeding procedure designed to make maximum use of both general an specific combining ability. *Agron. J.* **41**, 360-367, 1949.

Comstock (R. E.) and Robinson (H. F.). — Findings relative to Reciprocal Recurrent Selection *Proceedings of the Inter. Gen. Symposia,* Tokio, P. 461-464, 1956.

Doxtator (C. W.) and Johnson (I. J.). — Prediction of double cross yields in corn. *J. Am. Soc. Agron.*, **28**, 460-462, 1936.

Hayes (H. K.), Murphy (R. P.) and Rinke (E. H.). — A comparison of the actual yield of double crosses of maize with their predicted yield from single crosses. *J. Am. Soc. Agron.*, **35**, 60-65, 1943.

Jenkins (M. T.). — Methods of estimating the performance of double crosses in corn. *J. Am. Soc. Agron.*, **26**, 199-204, 1934.

Sprague (G. F.) and Tatum (L. A.). — General vs specific combining ability in single crosses of corn. *J. Am. Soc. Agron.*, **34**, 923-932, 1942.

Sprague (G. F.). — *Corn and corn Improvement,* Corn breeding, p. 221-283, New-York (Academic Press Inc.), 1955.

INDUCTION DE MUTATIONS CHEZ L'ORGE CULTIVÉE SOUS L'EFFET DES RADIATIONS IONISANTES

PAR

R. FERRARY

Laboratoire de Génétique, Institut National Agronomique, Paris.

PLAN DU MÉMOIRE

Introduction.

I. — **Matériel.**

II. — **Irradiations.**

III. — **Culture des X_1.**

IV. — **Détection des mutants en X_2.**

V. — **Mise en observations.**

VI. — **Classification des mutants.**

VII. — **Description des mutants.**

A. — Chlorophylliens.
B. — Compacité de l'épi.
C. — Paille courte.
D. — Barbes courtes.
E. — Gros grains.
F. — Coloration des glumelles.
G. — Glaucescence.
H. — Adhérence des glumelles au grain.
I. — Précocité.
J. — Modifications des épillets latéraux.
K. — Monstruosités.

VIII. — **Qualités agronomiques et appréciation industrielle.**

IX. — **Transmission des caractères mutants.**

X. — **Conclusions.**

Résumé.

Bibliographie.

INTRODUCTION

L'action génétique des radiations ionisantes a été mise en évidence par MULLER (1927). Dès 1930, GUSTAFSSON rechercha s'il était possible d'utiliser les mutations provoquées pour l'amélioration des plantes cultivées. Depuis lors, ces recherches sont en constante extension dans de nombreux pays, grâce surtout aux isotopes radio-actifs et aux piles atomiques dont l'emploi se généralise très rapidement.

Nous avons choisi l'orge de printemps comme objet d'étude en raison de ses caractéristiques favorables à ce genre de recherches : état diploïde, autogamie, cycle végétatif relativement court.

I. — Matériel

Nous avons utilisé la variété *Rika*. Ce choix est justifié par ses très bonnes caractéristiques culturales dans un grand nombre de régions. Sa valeur brassicole est, par contre, légèrement inférieure à celle d'autres variétés sélectionnées dans ce but, mais ces dernières ne possèdent pas encore actuellement les qualités agricoles de *Rika*.

Nous avons employé également *Piroline* dont les qualités sont voisines de celles de *Rika* mais qui accuse cependant une certaine sensibilité à la verse en terre riche ; quelques mutants obtenus à partir de cette variété semblent posséder une meilleure résistance à cet égard.

Enfin, nous avons aussi utilisé accessoirement *Plumage* en raison des qualités de son grain, mais le mauvais comportement de cette variété en culture nous l'a fait abandonner.

II. — Irradiations.

Trois sortes de rayonnement ont été employées :

1° Les Rayons X,

Fournis par un générateur de radiologie de 80 kilovolts avec un débit de 5 mA.

A la distance d'irradiation choisie, la dose est de 250 r/minute.

2° Les Rayons γ,

Produits par une source de Co_{60}.

3° Les Neutrons thermiques.

Avec les neutrons, de nombreuses difficultés se présentent pour un dosage précis, selon le régime de la pile ; d'autre part, la contamination γ n'est pas négligeable malgré une filtration par des plaques de Bi.

Les irradiations sont effectuées sur des graines à l'état de repos ayant atteint leur complète maturité physiologique (teneur en eau : 12 p. 100 environ).

Les doses de rayons X ou de rayons γ sont comprises entre 20 000 r et 25 000 r pour *Rika*, 15 000 *r* pour *Piroline*. Le pourcentage de survivants se situe aux environs de 40 p. 100 dans les deux cas. On observe une différence variétale très nette de sensibilité.

Des doses plus élevées ne sont d'aucun intérêt pratique car le pourcentage de plantes survivantes diminue très rapidement et l'augmentation du nombre des aberrations chromosomiques entraîne une très forte stérilité des épis X_1.

Les doses optima de neutrons sont voisines de 30.10^{12} N_{th}/cm^2. (flux total.)

Ces divers rayonnements induisent pratiquement les mêmes types de mutations morphologiques ; les rayons γ sont les plus commodes à employer.

III. — Culture des X_1

Les graines irradiées sont semées sur couche chauffée car la température à laquelle s'effectue la restitution des méristèmes influence fortement le taux de survie.

Après repiquage, les plantes survivantes continuent à présenter un certain retard à tous les stades de végétation par rapport au témoin cultivé dans les mêmes conditions. La stérilité des épis X_1 est environ 30 p. 100 pour une dose de 20 000 r.

Nous n'avons jamais observé l'apparition de mutations dominantes immédiatement visibles.

IV. — Détection des mutants en X_2

Les X_1 sont récoltées plante par plante et, à l'intérieur de chaque plante, les épis séparés par battage individuel.

Ces épis sont semés en lignes de 1,50 m de longueur, en groupant côte à côte les lignes par plante d'origine.

Cette méthode exige une importante dépense de main-d'œuvre à tous les stades de son application. Avec les doses les plus élevées tolérables, le pourcentage d'épis présentant des mutations visibles reste relativement faible, ce qui oblige à cultiver des descendances importantes.

Une autre méthode consiste à récolter et battre les X_1 en vrac pour semer ensuite les grains en lignes continues, à faible densité, à l'aide d'un semoir mécanique.

Ce procédé, qui ne permet pas d'études précises, n'est à appliquer qu'à la recherche d'un type de mutant déterminé car il permet de suivre de grandes quantités de descendants, la seule limitation étant le nombre de plantes observables à chaque phase écologique importante de la culture au champ (levée, tallage, épiaison, apparition d'un parasite, etc.).

V. — Mise en observation des mutants.

La détection des mutants se fait au champ, sur les X_2, d'après leurs caractéristiques morphologiques qui apparaissent à l'examen attentif répété de nombreuses fois pendant tout le cours de la végétation.

Ce n'est que l'année suivante, en X_3, quand la descendance de chaque épi mutant occupera une ligne de semis, que l'on précisera mieux les différences entre les mutants et la variété mère.

Des caractéristiques agricoles importantes, comme le tallage par exemple, qui ne se manifestent pas d'une façon nette sur une seule plante de X_2, deviennent nettement apparentes sur une lignée d'une vingtaine de descendants. La détection en X_2 ne peut porter, par conséquent, que sur des caractères très visibles : hauteur des chaumes, largeur des feuilles, port et compacité de l'épi, etc.

Or, la presque totalité de ces mutants ne sont pas utilisables directement dans la pratique agricole ; ceux qui semblent présenter un intérêt paraissent être des formes assez voisines du type initial. Ces formes risquent, le plus souvent, de passer inaperçues quand elles sont isolées au milieu d'une X_2.

Pour la détection de ces mutants utilisables pratiquement il est nécessaire de prélever des épis sur les X_2 et de les cultiver en lignées X_3. Pour les raisons que nous indiquons plus haut, de petites différences ont ainsi plus de chances d'être mises en valeur, mais cette méthode réclame la mise en culture d'un très grand nombre d'épis.

VI. — Classification des mutants.

Il est extrêmement difficile d'établir des catégories bien définies dans lesquelles on rangerait les divers types de mutants obtenus.

En effet, un nombre important de caractères se trouvent modifiés sur une même plante mutante.

Dans le cas le plus fréquent de mutation « génique » (contrôlée par back-cross avec la variété mère), il y a un effet pléiotropique très marqué. Une augmentation de la compacité de l'épi, par exemple, s'accompagnera d'un port plus dressé au tallage, d'une réduction de la hauteur de paille, etc.

Quelques mutations peuvent aussi résulter de réarrangements chromosomiques (1, p. 472). Nous n'avons pas effectué d'études cytologiques pour tous les types mais pour quelques-uns de nos mutants testés par croisement, il apparaît un certain pourcentage de stérilité en F_1, ce qui laisse supposer l'existence de remaniements.

VII. — Description des mutants.

Le nombre de caractères mutants détectables sur les X_2 est relativement peu important ; aussi, chaque année nous retrouvons des formes très voisines de celles que nous avions isolées antérieurement. Pour ne pas encombrer notre collection nous procédons, à la fin de chaque campagne, à un remaniement destiné à ne conserver que les mutants les plus typiques de chaque série et, bien entendu, les formes susceptibles d'une application agronomique.

A. — Mutants chlorophylliens.

Ceux-ci sont utilisés comme tests d'activité mutagène en X_2 avant les semis définitifs de pleine terre (1-2). Les mutants du type albina et xantha meurent très précocement après avoir épuisé les réserves de la graine.

Nous avons conservé en collection deux mutants chlorophylliens viables :

Rika. Mutant nº 50. Origine : γ — X_2 1956. *Striata.*

L'importance des stries vertes et blanches varie considérablement pour chaque plante selon la répartition des chloroplastes. Certaines plantes ou certains talles sont entièrement blancs et meurent rapidement. Il se produit une sélection somatique en fonction de la richesse en bandes chlorophylliennes et, à la montaison, toutes les plantes survivantes sont uniformément vertes. Le même phénomène se reproduit à chaque génération.

Rika. Mut. 51. Origine : γ — X_2 1956.

Viridis. Plantes d'un vert très clair, de la germination au tallage. A la montaison la couleur s'intensifie et se rapproche de celle des plantes normales. Retard important de toute la végétation.

B. — Mutants de compacité de l'épi (Pl. A.. fig. 1).

Ce sont les mutants que l'on rencontre le plus fréquemment car ils sont les plus faciles à détecter en culture.

Plusieurs types peuvent se distinguer :

1º Epi très compact, pyramidal.

C'est le véritable type botanique *Zeocrithum* avec l'épi nettement triangulaire et les barbes divergentes.

2º Epi compact, plus ou moins pyramidal, dressé (*erectum*). Au moment de la maturité complète, le poids des grains incline l'épi vers le bas mais celui-ci n'atteint jamais la courbure d'un type *nutans*.

La presque totalité de ces mutants présente aussi une réduction de la hauteur de paille, cette diminution de hauteur n'étant pas obligatoire-

ment synonyme de résistance à la verse. En fait, nous possédons des *erectum* à paille courte qui sont nettement plus sensibles à cet accident que le témoin *Rika*.

Enfin, nous devons signaler que les formes mutantes à épi fortement pyramidal présentent des grains irréguliers au calibrage et subissent, de ce fait, une dépréciation industrielle.

Parmi les nombreux mutants obtenus dans cette série nous ne décrirons que les plus représentatifs de chaque sorte car les autres ne présentent que de petites différences uniquement perceptibles par comparaison en cours de culture.

Rika. Mut. 71. Origine : neutrons — X_2 1957.

Zeocrithum à barbes en éventail. Les articles du rachis sont tous de même longueur entre la base et le haut de l'épi. Lodicules à poils plus courts. Très petites plantes (25 cm — *Rika* : 80 cm) à port très raide. Épi dégainant mal.

Rika. Mut. 9. Origine : RX — X_2 1955.

Zeocrithum très compact (compacité 6,7 grains/cm — *Rika* : 3,2 grains/cm). La compacité est telle que les grains, une fois gonflés après fécondation, entraînent une déformation de l'épi qui se tord en tous sens. Hauteur de paille : 65 cm. Articles du rachis régulièrement espacés. Grain plus allongé. Rachillet à poils implantés de façon plus lâche.

Disjonction en F_2 par recroisement avec *Rika* : 586 plantes normales : 217 mutants ; $\chi^2_{(1)} = 1{,}92$ — $0{,}05 < P < 0{,}20$ pour l'ajustement à la disjonction 3 : 1.

Rika . Mut. 24. Origine : RX — X_2 1955.

Epi court, compact, relativement parallèle. Compacité : 4,7 grains/cm Baguette plus courte. Port très trapu à la germination puis dressé au tallage. Paille rigide, hauteur : 65 cm ; assez résistante à la verse.

Rika. Mut. 3. Origine : RX — X_3 1954.

Erectum à épi pyramidal. Compacité : 3,9 grains/cm. Articles du rachis très courts à la base de l'épi et s'allongeant graduellement vers le sommet. Légèrement plus précoce que *Rika* (3 à 4 jours). Disjonction en F_2 par recroisement avec *Rika* : 682 plantes normales : 209 mutants ; $\chi^2_{(1)} = 1{,}13$ — $0{,}20 < P < 0{,}50$ pour l'ajustement à la disjonction 3 : 1.

Rika. Mut. 14. Origine RX — X_2 1955.

Epi plus compact ; compacité : 4,5 grains/cm. Barbes divergentes. Articles du rachis s'allongeant graduellement vers le sommet de l'épi. Paille légèrement plus courte (75 cm).

Rika. Mut. 25. Origine RX — X_2 1955.

Erectum à épi plus compact ; compacité 3,8 grains/cm. Bon calibrage des grains. Paille de même hauteur que *Rika* et également sensible à la verse. Légèrement plus tardif à l'épiaison (3 à 5 jours).

C. — Mutants à paille plus courte.

Dans ce groupe de mutants la hauteur de paille est plus ou moins réduite par rapport au témoin. Le port est dressé ; la résistance à la verse très grande. Le grain est, en général, plus petit, de forme plus arrondie.

Si certaines formes extrêmes se révèlent inutilisables, nous tentons d'utiliser quelques-unes d'entre elles comme géniteurs de résistance à la verse.

Rika. Mut. 20. Origine : RX — X_2 1955.

Hauteur de paille : 45 cm (*Rika* : 80 cm). Port très trapu au tallage. Feuilles dressées, courtes. Les chaumes et les feuilles sont légèrement plus glauques que *Rika*. Épi dressé à barbes courtes. Petit grain rond à glumelles épaisses. Disjonction en F^3 par recroisement avec *Rika* : 518 plantes normales : 182 mutants ; $\chi^2_{(1)} = 0{,}37 - 0{,}50 < P < 0{,}80$ pour l'ajustement à la disjonction 3 : 1.

Piroline. Mut. 6. Origine : RX — X_2 1956.

Mutant très voisin du précédent. Vert très intense.

Rika. Mut. 81. Origine : γ — X_2 1957.

Paille plus courte (60 cm) ; très résistante à la verse. Port trapu au tallage, puis dressé. Tallage abondant. Feuilles courtes et larges. Épi dressé, allongé, à barbes plus courtes. Grain plus petit, arrondi.

Rika. Mut. 92. Origine : neutrons. X_2 1957.

Paille plus courte. Port dressé. Petites feuilles courtes et pointues. Petit épi dressé, se colorant très intensément après la floraison.

D. — Mutants à barbes courtes. (Pl. A. fig. 2).

Un très grand nombre de formes mutantes présentent une réduction de la longueur des barbes. Ce caractère pourrait avoir un intérêt agricole mais, jusqu'à présent, aucun de ces mutants ne s'est révélé intéressant : à la maturité les grains du sommet de l'épi sont très petits ce qui entraîne un très mauvais calibrage. Tous les épis présentent, d'une manière plus ou moins accentuée, la forme pyramidale du type botanique « Inerme ».

Rika. Mut. 19. Origine : RX — X_2 1955.

Paille plus courte (60 cm). Port dressé. Épi dégainant lentement et incomplètement, puis se recourbant fortement à maturité ; de forme très pointue avec stérilité importante des épillets du sommet. Barbes très réduites et très fines, presque inexistantes quand l'épi est sec. Grain allongé, glumelles fines. Lodicules très larges. Plus tardif que *Rika* (5 jours).

Rika. Mut. 58. Origine : γ — X_2 1956.

Feuilles étroites et fines. Épi lâche, allongé, de forme pyramidale. Petites barbes.

Rika. Mut. 55. Origine : γ — X_2 1956.

Type érectoïde à barbes très courtes. Grain allongé, gonflant beaucoup après la fécondation. Très grands lodicules.

Rika. Mut. 57. Origine : RX — X_2 1956.

Barbes courtes. Grain allongé, plus petit que le témoin. Glumelle inférieure fine, peu adhérente au grain. Baguette réduite à l'état d'un petit mamelon parfois garni de poils très courts. Grands lodicules.

Rika. Mut. 90. Origine : neutrons — X_2 1957.

Barbes très réduites. Plantes peu vigoureuses. Stérilité importante.

Piroline. Mut. 10. Origine : γ — X_2 1956.

Barbes courtes. Épi pointu. Grain allongé. Baguette très réduite.

E. — Mutants à gros grains (Pl. A. fig. 3).

L'augmentation de grosseur du grain s'accompagne très fréquemment des autres modifications suivantes : paille plus longue, diminution du tallage, épi plus lâche, glumelles épaisses, tendance à l'échaudage.

Seules certaines formes exceptionnellement rares peuvent présenter un grain plus gros associé à un tallage normal.

Rika. Mut. 83. Origine : γ — X_2 1957.

Paille forte et solide ; meilleure résistance à la verse que *Rika*. Épi légèrement plus lâche à gros grains.

Rika. Mut. 11. Origine : RX — X_2 1955.

Paille grande et fine ; très sensible à la verse. Épi allongé, moins compact. Gros grain.

Rika. Mut. 23. Origine : RX — X_2 1955 (Pl. B, fig. 1).

Paille longue et grosse ; hauteur 90 cm. Tallage réduit. Épi allongé lâche ; compacité : 2,7 grains/cm. Gros grain à glumelles épaisses, fortement coloré par l'anthocyane avant maturité. Barbes longues et fortes. Échaudage important.

Rika. Mut. 86. Origine : γ — X_2 1957.

Plantes très robustes au tallage. Feuilles larges. Plus précoce à l'épiaison (5 jours). Épi lâche, gros grains allongés. Barbes très dures. Sensible à la verse.

Rika. Mut. 87. Origine : γ — X_2 1957.

Paille très grosse. Tallage très réduit. Gros grain à glumelles épaisses.

Rika. Mut. 111. Origine : RX — X_2 1957.

Plantules très robustes. Port étalé au tallage. Très grosse paille. Feuilles larges. Épi lâche à gros grains. Barbes dures et solides.

Piroline. Mut. 8. Origine : γ — X_2 1956.

Plantules vigoureuses. Grosse paille très haute ; sensible à la verse. Feuilles larges. Épi allongé à gros grains.

F. — Mutants de coloration des glumelles.

Chez la variété *Rika*, la glumelle inférieure présente, après la fécondation, des veines colorées par l'anthocyane. Au moment de la maturation du grain, cette coloration disparaît en même temps que se dessèchent les glumelles.

Chez certains mutants cette coloration est plus accentuée, chez d'autres, inexistante.

Rika. Mut. 40. Origine : RX — X_2 1955.

Glumelles claires à la floraison, puis très colorées après la fécondation et enfin, blanc-violacé à la maturité. Épi se recourbant très vite après la fécondation. Petit grain arrondi. Très faible teneur en protéines : 8,7 p. 100 (*Rika*, 11,3 p. 100 de la matière sèche).

Rika. Mut. 65. Origine : γ — X_2 1956.

Type voisin du précédent par la coloration des glumelles mais ne se recourbant vers le sol qu'à l'approche de la maturité. Barbes fragiles, se cassant souvent au niveau du grain.

Rika. Mut. 4. Origine RX — X_2 1954.

Glumelles sans aucune coloration. Paille plus courte et plus fine. Légèrement plus tardif (3 à 4 jours).

Rika. Mut. 15. Origine : RX — X_2 1955.

Glumelles de teinte très claire.

Rika. Mut. 50. Origine : γ — X_2 1956.

Glumelles très peu colorées, plus fines que *Rika*. Feuilles légèrement plus larges. Plus précoce à l'épiaison (2 à 3 jours).

Rika. Mut. 78. Origine : γ — X_2 1957.

Glumelles claires. Grain allongé. Très robuste au tallage. Paille plus grosse. Feuilles larges. Sensible à la verse. Très sensible à l'oïdium.

G. — Mutants de glaucescence.

Rika présente sur ses chaumes une pruine glaucescente ; certains mutants en sont dépourvus, les chaumes sont alors d'un vert franc. La teinte de l'épi se trouve aussi modifiée par une accentuation de la coloration verte.

Rika. Mut. 43. Origine : RX — X_2 1955.

Feuilles et chaumes vert intense ; ce caractère devient très visible à la montaison.

Rika. Mut. 52. Origine : γ — X_2 1956.

Feuilles fines et étroites, très glauques. Epi vert intense en cours de végétation.

Plumage. Mut. 2. Origine .: γ — X_3 1956.

Vert extrêmement brillant ; ce caractère apparaît dès la sortie de la première feuille et persiste durant toute la végétation.

H. — Adhérence des glumelles au grain.

Chez les variétés d'orge à grain nu, les glumelles libèrent totalement le grain ; ce caractère (*n*) est monofactoriel et récessif.

Nous n'avons pas encore rencontré cette mutation mais certains auteurs en ont signalé l'obtention (6).

Nous avons, par contre, trouvé des formes où seule la glumelle inférieure est libre, le grain adhérant toujours fortement par sa face ventrale à la glumelle supérieure comme dans les orges vêtues classiques.

Rika. Mut. 10. Origine : RX — X_2 1955.

Grain semi-nu à maturité. Après la fécondation, le grain gonfle très fortement en écartant les glumelles. Paille légèrement plus haute et plus fine.

Rika. Mut. 61. Origine : γ — X_2 1956.

Grain semi-nu, allongé ; gonflant anormalement après fécondation. Très grands lodicules à poils courts.

I. — Mutants précoces ou tardifs.

Très facilement repérables à l'épiaison des X_2. Certains sont très précoces mais leur morphologie est fortement modifiée par la réduction de leur période végétative. D'autres présentent une modification profonde des périodismes et ne montent pas en semis de printemps.

Rika. Mut. 41. Origine : RX — X_2 1955.

Très précoce (13 à 15 jours à l'épiaison). Paille très fine, glauque intense. Petites feuilles pointues, vert glauque. Épi court, lâche, à petit nombre de grains. Barbes longues et solides. Grain très grossier souvent échaudé. Disjonction en F_2 par recroisement avec *Rika* : 507 plantes normales : 182 mutants ; $\chi^2_{(1)} = 0{,}77$ — $0{,}20 < P < 0{,}50$ pour l'ajustement à la disjonction 3 : 1.

Rika. Mut. 56. Origine : γ — X_2 1956.

Précoce à l'épiaison (5 jours en moyenne). Paille très grêle, glauque intense. Feuilles fines et étroites. Petit épi, lâche.

Rika. Mut. 33. Origine : RX — X_2 1955.

Précoce (8 à 10 jours à l'épiaison). Paille plus courte. Aspect normal de l'épi mais poids de 1 000 grains légèrement inférieur à celui de *Rika*.

Rika. Mut. 76. Origine : neutrons — X_2 1957.

Tardif à l'épiaison (5 jours). Feuilles fines et étroites. Port prostré au tallage.

Rika. Mut. 94. Origine : γ — X_2 1957.

Tardif (3 à 4 jours). Port dressé. Glumelles non colorées. Grain allongé.

Piroline. Mut. 13. Origine : γ — X_2 1956.

Ne monte pratiquement pas en semis de printemps. Tallage continuel aboutissant à la formation de grosses touffes. Feuilles allongées, très fines. En semis d'hiver, épiaison normale. Épi allongé, lâche. Barbes dures et solides.

J. — Mutants présentant une modification des épillets latéraux.

De nombreuses mutations peuvent affecter la taille et la fertilité des épillets latéraux, depuis le type déficiens jusqu'au 6 rangs.

Rika. Mut. 106. Origine : γ — X_2 1957.

Epillets stériles supplémentaires disposés irrégulièrement le long du rachis.

Rika. Mut. 101. Origine : RX — X_2 1957 (Pl. B. fig. 2).

Epillets latéraux fertiles ; leur glumelle inférieure porte une barbe sensiblement de même longueur que celle des épillets médians. Les grains latéraux sont toutefois plus petits que les grains médians. Ce mutant est voisin d'un 6 rangs vrai.

Plumage. Mut. 6. Origine : γ — X_2 1956.

Même type de mutant que le précédent, mais la fertilité des épillets latéraux est moins régulière.

Rika. Mut. 102. Origine : neutrons — X_2 1957 (Pl. B. fig. 3).

Irregulare à gros épi très ramifié.

K. — Monstruosités.

Nous avons rangé dans ce dernier paragraphe les formes très aberrantes, pratiquement impossibles à classer en raison du grand nombre de caractères modifiés.

Nous décrivons ici un petit nombre seulement de ces mutants.

Rika. Mut. 95. Origine γ — X_2 1957.

Feuilles enroulées en une sorte de tube effilé. Port dressé.

Rika. Mut. 67. Origine : γ — X_2 1956 (Pl. B, fig. 4).

Épi restant presque entièrement enfermé dans la gaine de la dernière feuille ; celle-ci est très large et dressée. Le rachis est déformé à la base de l'épi. Chaque grain de la base de l'épi est protégé par une pièce foliacée mince ayant l'aspect d'une petite « bractée » plus ou moins acuminée ; la dimension de cette pièce diminue progressivement vers le haut de l'épi jusqu'à devenir inexistante.

Rika. Mut. 13. Origine : RX — X_2 1955.

Épi dressé à barbes courtes. Glumelles blanc-violacé, très allongées. Grain nu, fortement échaudé. Stérilité presque totale.

Rika. Mut. 44. Origine : RX — X_2 1955.

Dès le tallage, les chaumes et les feuilles se tordent en tous sens et se « spiralisent ». La plante, extrêmement cassante, reste rampante. Ces

malformations empêchent presque totalement l'épiaison. Quelques rares épis arrivent cependant à dégainer mais la stérilité est très élevée.
Rika. Mut. 28. Origine : RX — X_2 1955.

Port trapu. Paille très courte (50 cm). Feuilles déformées, ondulées sur les bords. Épi dressé, compact, dégainant mal. Grands épillets stériles. Grain allongé, très coloré. Tardif (10 jours à l'épiaison).
Rika. Mut. 5. Origine : RX — X_2 1954.

Erectoïde. L'épi est stérile à la base, puis les grains augmentent de grosseur vers le sommet ; à cet endroit se produit une fasciation de 4 ou 5 grains. Baguette très courte à poils raides.
Rika. Mut. 68. Origine : γ — X_2 1956.

Très grosse paille. Un seul chaume par plante. Epi irrégulier, allongé. Grain large et plat, fortement échaudé ; pas de sillon ventral.

VIII. — Qualités agronomiques et appréciation industrielle des mutants.

Quand on dispose d'une collection importante de mutants, on y rencontre un certain nombre de formes, différant souvent peu de la variété initiale, qui possèdent certaines particularités susceptibles d'intéresser le sélectionneur.

Nous avons choisi à titre d'exemple les mutants suivants :

1° Dérivés de *Rika* :

M 25 : *Erectum*.

M 57 : Barbes réduites.

M 60 : Glumelles fines.

M 81 : Paille courte, très raide.

M 83 : Gros grain.

2° Dérivé de *Piroline* :

M 8 : Gros grain.

Le tableau I donne les principales caractéristiques de ces mutants (campagne 1958). Les observations sont effectuées sur des X_4 au stade collection. Chaque type mutant est alors cultivé sur 5 rangs de deux mètres de longueur ; la régularité du semis est assurée par le collage préalable des grains sur bandes de papier. Les prélèvements sont effectués dans les trois rangs médians en éliminant les bordures. Sans vouloir prétendre à obtenir la rigueur d'un essai comparatif, ces échantillonnages nous donnent une première approximation sur la valeur de quelques facteurs de rendement d'un mutant en collection. Après ce premier tri, les essais des formes retenues doivent être menés suivant les méthodes classiques.

A l'intérieur de chaque échantillon les mesures font l'objet d'au moins trois répétitions et les astérisques du tableau indiquent les résul-

tats significativement différents du témoin Rika pour la valeur de t au seuil de 0,05.

a) Nombre de grains par épi.

Les chiffres trouvés ne diffèrent pas du témoin. Le temps humide a favorisé le développement des talles secondaires portant de petits épis.

b) Calibrage.

Le mutant M 57 à barbes courtes a beaucoup de petits grains provenant du sommet de l'épi. Le mutant M 81 à paille courte et très résistante à la verse présente un fort pourcentage de petits grains passant sous le tamis de 2,2.

TABLEAU I

	Nombre de grains par épi	Calibrage % grains restant sur 2,2 sortie batteuse	Poids 1000 grains triés sur 2,2 matière sèche	Finesse des pellicules % poids de grain	Grain entier		Grain décortiqué	
					Azote total Matière sèche	Protéines	Azote total Matière sèche	Protéines
Rika témoin.....	27,4	91,1	41,5	11,8	1,81	11,3	2,02	12,6
Rika M. 25.....	20,1	91,4	42,1	12,8*	1,74	10,9	1,92	12,0
Rika M. 57.....	28,6	87,5	36,1*	13,6*	2,28*	14,3	2,37*	14,8
Rika M. 60.....	26,0	87,9	41,7	11,0*	1,92*	12,0	2,03	12,8
Rika M. 81.....	29,3	57,2	29,8*	15,1*	2,03*	12,7	2,22*	13,9
Rika M. 83.....	29,0	93,6	43,3*	12,5*	2,06*	12,9	2,20*	13,8
Piroline témoin ...		93,5	44,0*	12,5*	1,82	11,4	2,02	12,6
Piroline M. 8		97,5	48,1*	12,5*	1,80	11,3	1,90	11,9

c) Poids de 1 000 grains.

Nous retrouvons dans les poids très inférieurs au témoin les deux mutants précédents : M 57 et M 81. Le mutant M 83 a un poids de 1 000 grains assez élevé, dépassé par le M 8 issu de *Piroline* mais ce dernier type possède un grain très grossier, difficile à battre, inutilisable en sélection.

Il est à noter que *Piroline* a eu un meilleur comportement que *Rika* au cours de l'année 1958.

d) Finesse des pellicules.

Ce caractère est perceptible quand on examine les rides que forment les glumelles en se desséchant, mais nous avons tenu à le chiffrer en employant la méthode suivante (3) :

Après un trempage de deux heures dans de l'acide sulfurique à 50 p. 100, les enveloppes du grain s'enlèvent très facilement par rinçage à l'eau courante. Après un nouveau séchage on pèse par différence.

Nous observons que le mutant M 60 présente la plus grande finesse déjà reconnue d'ailleurs à l'appréciation visuelle en X_2. Les variétés à gros grains ont, en général, des enveloppes plus épaisses.

e) Richesse en azote et protéines.

Les teneurs en azote total (Kjeldahl) varient assez largement.

Les mutants mentionnés dans le tableau ont tous une richesse supérieure ou égale à *Rika*. D'autres mutants possèdent un taux d'azote nettement inférieur mais leurs qualités agronomiques sont très médiocres, inférieures à celles des orges de brasserie classiques.

IX. — Transmission des caractères mutants.

Au cours de la description de notre collection nous avons mentionné pour quelques mutants les ségrégations observées en F_2 du croisement avec la variété de départ. Dans tous les cas le caractère mutant se comporte comme monofactoriel récessif.

Si l'on excepte les formes très aberrantes, il paraît possible d'utiliser comme géniteurs les mutants apportant un caractère nouveau intéressant du point de vue pratique.

Trois possibilités nous sont offertes :

a) soit utiliser le mutant directement, mais ce cas est très rare ;

b) soit utiliser le mutant dans un croisement avec une autre variété commerciale et opérer ensuite la sélection suivant les méthodes traditionnelles ;

c) soit accumuler les mutations favorables par croisement de mutants issus de la même variété de départ. Cette méthode donne des résultats très rapides car, la plupart des mutations étant monofactorielles, on peut facilement isoler dès la F_2 le double homozygote récessif.

La combinaison de deux mutations présente des possibilités intéressantes ; certains auteurs ont montré (6) que l'on peut obtenir des effets cumulatifs ou des « transgressions » en croisant deux mutants de compacité d'épi.

Il paraît possible d'accumuler ainsi de petites modifications portant, par exemple, sur la grosseur du grain par une série de croisements répétés.

Nous avons actuellement à l'étude un grand nombre de croisements à divers stades de sélection pour rechercher les modalités de combinaisonsentre les facteurs mutants.

X. — Conclusions.

Considérée du point de vue de son utilisation pratique par le sélectionneur, il apparaît que la méthode des mutations souffre de limitations inhérentes à la fréquence d'apparition relativement faible des formes mu-

tantes et, parmi ces formes, au très petit nombre de mutants présentant des caractères « progressifs ».

Il est donc nécessaire de chercher à augmenter cette fréquence par la mise au point de procédés particuliers d'application des rayonnements ionisants pour en diminuer l'effet toxique. Parallèlement l'étude d'autres agents mutagènes doit être envisagée.

Avec l'augmentation des fréquences de mutation, la recherche systématique de formes mutantes déterminées (conférant par exemple la résistance à un parasite) deviendra vraiment rentable ; elle est actuellement quelque peu aléatoire bien que certains auteurs aient signalé des obtentions dans ce sens (5).

La méthode des mutations expérimentales pourra alors s'inscrire à côté d'un programme d'amélioration classique, puisqu'elle permet de créer des géniteurs à partir de variétés déjà améliorées, voire des variétés nouvelles directement utilisables.

Reçu pour poublication en février 1959.

Pour l'exécution de ce travail nous avons bénéficié de l'aide de l'Institut national de la Recherche agronomique et du Commissariat à l'Energie Atomique.

Résumé.

Après avoir décrit quelques-uns des mutants les plus caractéristiques obtenus chez l'Orge cultivée par l'action de rayonnement ionisants, l'auteur étudie quelques formes susceptibles d'intéresser le sélectionneur.

L'utilisation pratique des mutations expérimentales est subordonnée à l'augmentation de la fréquence d'apparition des mutants, actuellement très faible.

Ces mutants peuvent être utilisés directement ou servir de géniteurs dans un programme d'amélioration classique.

SUMMARY

Mutations in barley, induced by ionizing radiations.

After a description of some mutants among the most characteristic obtained in cultivated barley by ionizing radiations, the Author studies some mutation types presenting a possible interest for the plant-breeder.

The practical use of experimental mutations depends on the increased frequency of mutations, actually very low.

These mutants may be used directly or serve as parents in an ordinary program of selection.

ZUSAMMENFASSUNG

Auslösung von Mutationen bei Kulturgerste durch ionisierende Strahlen.

Nach der Beschreibung einiger der markantesten Mutanten, die durch Einwirkung ionisierenden Bestrahlungen bei Kulturgerste erzielt worden sind, analysiert der Verfasser einige Formen die geeignet wären den Züchter zu interessieren.

Eine praktische Verwendung von künstlich ausgelösten Mutationen hängt von der Erhöhung der Mutationsrate, die momentan noch sehr niedrig ist, ab.

Diese Mutanten können direkt oder als Zuchtstämme in einem klassischen Züchtungsprogramm dienen.

Введение мутаций у культурнаго ячменя под влиянием ионизирующих лучей.

Р. ФЕРРАРИ.

РЕЗЮМЕ

После описания нескольких наиболее характерных мутантов, полученных у культурнаго ячменя действием ионизирующих излучений, автор изучает несколько форм, способных интересовать селекционера.

Практическое использование экспериментальных мутаций зависит от увеличения числа появляющихся мутантов, очень слабого в данный момент.

Эти мутанты могут быть использованны непосредственно или-же служить пародителями в классической программе мелиорации.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

(1) Acta agriculturae Scandinavica. Stockholm 1954, vol. IV, 3, *Mutation research in plants.*

(2) Heslot (H.) et Ferrary (R.). — Action comparée des radiations et de quelques mutagènes sur l'orge. *Ann. Institut Nat. Agronomique,* XLIV, p. 3, 1958.

(3) Iranyi. — *J. Int. Brewing* G. B., **62,** nº 2, p. 1950, 156.

(4) Moes. — Mutants progressifs chez l'Orge. *Bull. Inst. agron. et Stat. Rech. Gembloux,* XXV, nos 1-2, p. 108, 1957.

(5) Nover (I.) et Bandlow (G.). — Mutationsversuche an Kulturpflanzen. VIII. Mehltauresistenz und ihre Genetik bei Wintergersten-Mutanten. *Züchter,* **28,** 4, 184-189, 1958.

(6) Scholz (F.). — Mutationsversuche an Kulturpflanzen. VII. Untersuchungen über den züchterischen Wert röntgeninduzierter Mutanten verschiedener Merkmalsgruppen bei Sommer-und Wintergerste. *Zeitschrift für Pflanzenzüchtung,* **38,** 181-220 et 225-274, 1957.

1

2

3

A gauche : le témoin RIKA

Fig. A.

Fig. B.

CARACTÉRISTIQUES D'ADAPTATION DES BLÉS DESTINÉS A LA PLAINE DE LIMAGNE

PAR

J. PAQUET

Station d'Amélioration des Plantes,
Centre de Recherches Agronomiques du Massif Central, Clermont-Ferrand.

PLAN DU MÉMOIRE

Introduction.
Caractéristiques générales de la Limagne.
Régime des pluies et hygrométrie.
Températures moyennes et extrêmes.
Discussion.
Résumé.
Index bibliographique.

Une variété introduite dans un milieu donné est exposée à subir un certain nombre d'adversités. Pour ce milieu, l'idéal serait une variété susceptible d'échapper à tous ces accidents. C'est rarement possible. Il ne s'agit, en général, que d'un compromis entre les différents éléments défavorables du milieu et les caractéristiques biologiques de la plante. Une variété pourra être dite adaptée à une région lorsque le compromis envisagé se révélera, en moyenne, le plus favorable à l'extériorisation du rendement le plus élevé.

Dans cette recherche des caractéristiques d'adaptation il est donc nécessaire :

1° De préciser la *fréquence* des adversités susceptibles d'intervenir et leur *importance relative* sur le rendement.

2° De rechercher, en fonction de cette connaissance, le *rythme de végétation* assurant le compromis le plus favorable à l'extériorisation de rendements élevés et réguliers.

3° De définir les caractères de *résistance* les plus nécessaires.

Cette étude des caractéristiques d'adaptation du Blé a été effectuée pour la Limagne en se fondant sur 30 années d'observations météorologiques (1929 à 1957).

Caractéristiques générales de la Limagne.

La Limagne, du point de vue agronomique, possède un sol de caractéristiques physiques et chimiques que beaucoup de régions dites « à Blé » pourraient envier. D. Collier (5) le définit ainsi : « Par leur structure grenue, leur grande capacité d'absorption, leur excellent état calcique..., leur richesse en éléments assimilables, et enfin leur dynamique qui assure la stabilité de tous ces facteurs, les Terres noires (de Limagne) ont toutes les qualités qui confèrent à un sol la fertilité naturelle... Les terres noires des basses plaines représentent le type de bonnes terres à Blé, parfaitement aptes à la culture intensive, qu'on peut compter parmi les sols les plus riches de France, comparables aux sols noirs des steppes. »

Cependant, pour la période 1949-1957, le rendement moyen de la variété *Cappelle* n'atteint que 38 quintaux à l'hectare (moyenne de 15 essais effectués à la ferme expérimentale du C. R. A. du Massif Central). L'écart entre le rendement le plus faible et le rendement le plus élevé de ces 8 ans correspond à 87 p. 100 du rendement annuel moyen, contre 58 quintaux de moyenne et un écart de seulement 22 p. 100 dans des conditions analogues de la Région parisienne (ferme du C. N. R. A. de Versailles). Ces fluctuations considérables sont dues, pour la plus grande part, à l'action du climat.

Du point de vue variétal, on retrouve, en effet, les blés classiques du Bassin parisien et du Nord : *Hâtif inversable* à partir de 1918, puis *Vilmorin 27* pour la période allant jusqu'à la dernière guerre. Depuis, les superficies cultivées en *Vilmorin 27* ne font que régresser au profit de la variété *Cappelle*. Les méthodes de culture sont assez voisines de celles du Bassin parisien, sauf que le cultivateur a souvent tendance à trop enterrer son grain, ce qui occasionne des pertes en terre qui sont plus ou moins mal compensées par des doses de semence élevées. Les semis se font normalement plus tard que dans la Région parisienne : fin novembre et se prolongent jusqu'en janvier. Il faut signaler la bonne réussite des semis alternatifs faits jusqu'en février.

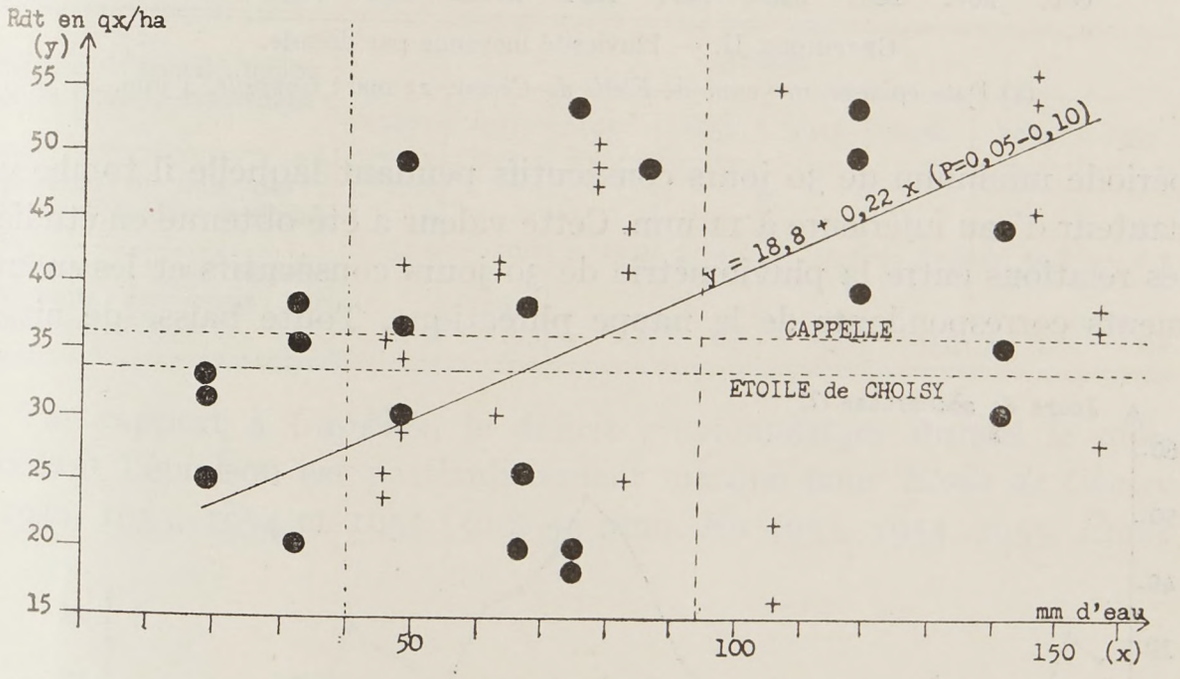
Régime des pluies et hygrométrie.

La répartition et l'intensité des pluies à certaines périodes de la végétation est considérée comme un des facteurs climatiques prépondérant dans le rendement du Blé. De nombreux auteurs : Sanson (26), Joret et Malterre (17, 18), Mlle Garola (11), Geslin (12), Machali (19),

VINCENT (27), BOISCHOT (3), ont pu mettre en évidence une corrélation entre la pluviosité d'une région déterminée et le rendement en Blé. AZZI (1) conclut qu'une des périodes les plus critiques du Blé par rapport à la sécheresse se place dans le mois précédant l'épiaison. PAPADAKIS et TALELLIS (22) arrivent aux mêmes conclusions.

L'action défavorable de la sécheresse, dominante à l'époque de l'épiaison, est mise en évidence par une expérience de MALIBOGA (20) qui provoque le flétrissement de la plante à différents stades :

	Rendement relatif en grains (variété Marquis)
	—
Témoin	100
Flétrissement au tallage	50
Flétrissement à l'épiaison	34
Flétrissement au début de la maturation	77



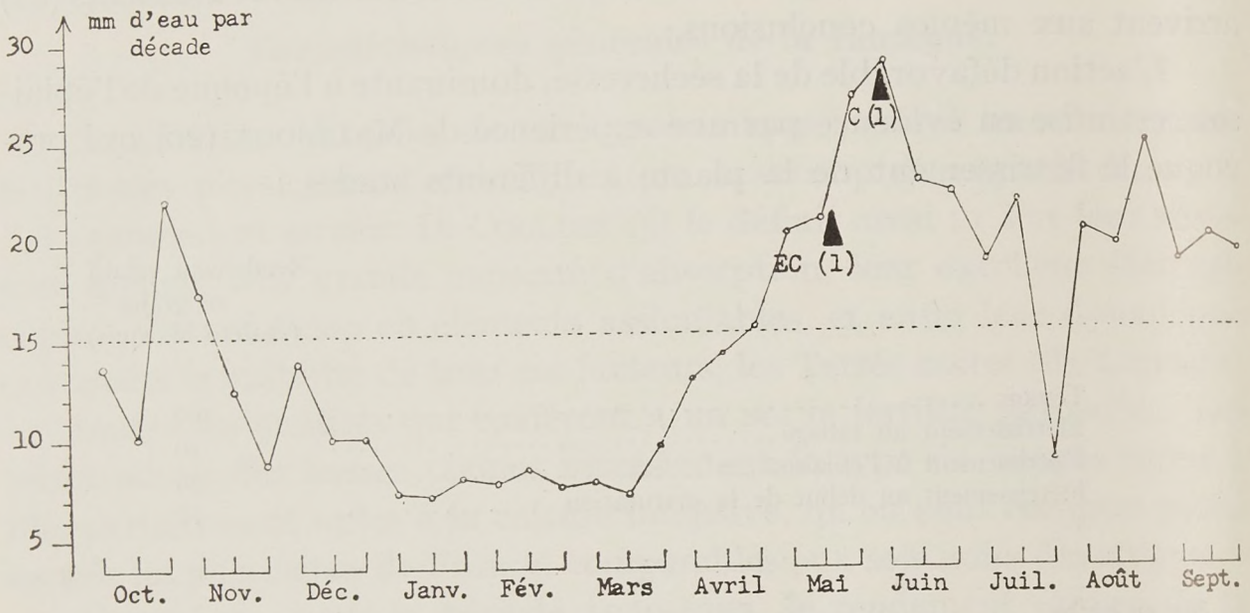
GRAPHIQUE I. — Le rendement en fonction de la Pluviosité des 5 semaines précédant la floraison (période 1949-1957)

● Variété *Étoile de Choisy* + Variété *Cappelle*

COLLIER, GACHON et ROBELIN (6) ont observé, en cases lysimétriques, le même effet dépressif d'une sécheresse allant de la montaison à l'épiaison.

La *pluviosité avant la floraison* est en Limagne un des facteurs déterminant du rendement. Ainsi, pour deux variétés de productivité voisine, *Cappelle* et *Etoile de Choisy* et 24 essais (période 1949 à 1957), le rendement et la pluviosité des 5 semaines précédant la floraison sont (graphique 1) en corrélation positive ($r = + 0{,}26$; $P = 0{,}05 - 0{,}10$).

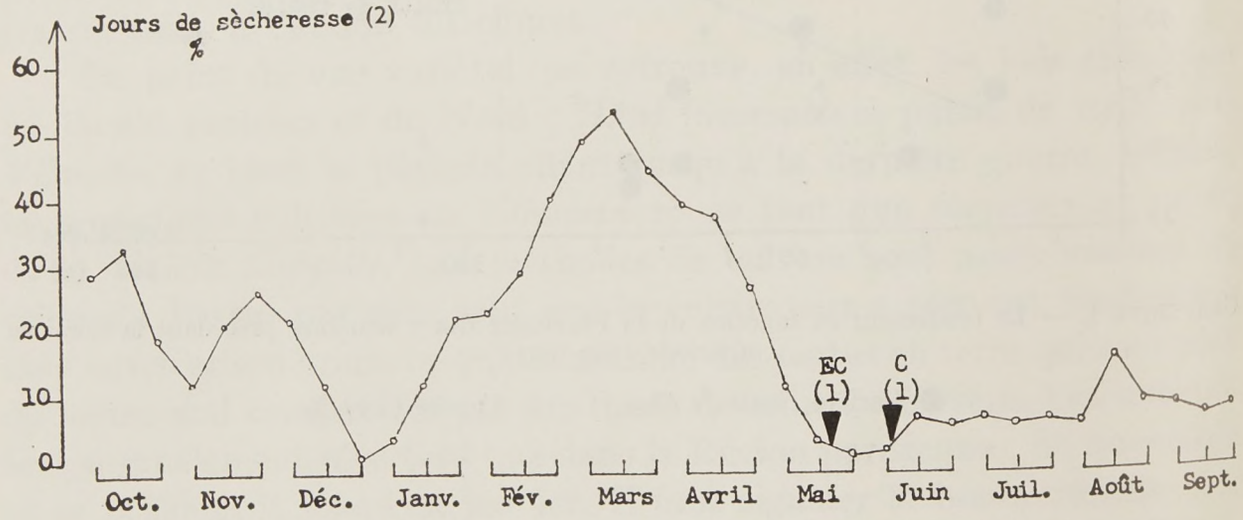
Les caractéristiques moyennes du régime des pluies en Limagne sont portées sur les graphiques II et III. Le graphique III introduit la notion de « jour de sécheresse » qui a été défini comme jour faisant partie d'une



GRAPHIQUE II. — Pluviosité moyenne par décade.

(1) Date épiaison moyenne de *Étoile de Choisy*, 23 mai ; *Cappelle*, 4 juin.

période minimum de 30 jours consécutifs pendant laquelle il tombe une hauteur d'eau inférieure à 11 mm. Cette valeur a été obtenue en étudiant les relations entre la pluviométrie de 30 jours consécutifs et les mouvements correspondants de la nappe phréatique. Toute baisse de niveau



GRAPHIQUE III. — Fréquence moyenne de la sécheresse (2) par décade.

(1) Date épiaison moyenne de Étoile de Choisy, 23 mai ; Cappelle, 4 juin.
(2) Le jour de sécheresse a été défini comme jour faisant partie d'une période de 30 jours consécutifs où il tombe moins de 11 mm d'eau (voir texte).

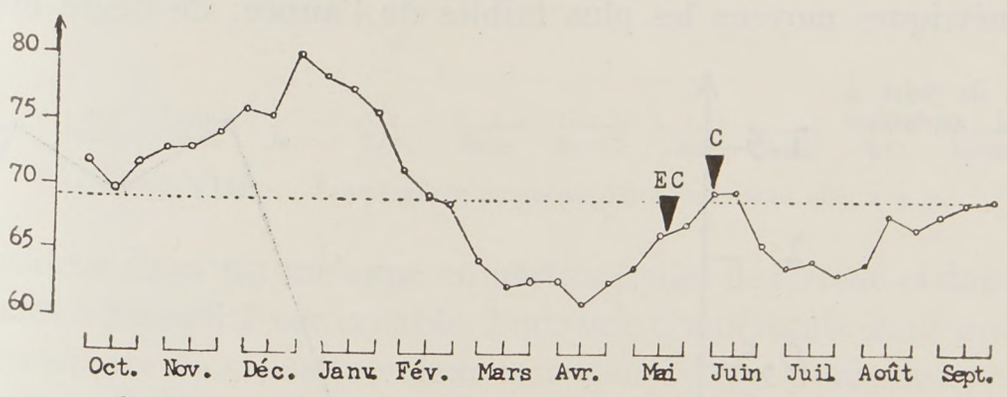
de la nappe correspond à un déséquilibre entre les départs d'eau (vers la plante et l'atmosphère) et l'apport pluvial. Ce qui revient à dire que, lorsque le niveau du plan d'eau baisse, il existe un déficit pluvial. A partir de relevés faits d'avril à juillet pour la période 1950-1957, on a

pu tracer la droite de régression des mouvements de la nappe phréatique (Y en cm) en fonction de la pluviosité de 30 jours (x en mm d'eau). L'équation de cette droite est $Y = -17{,}96 + 0{,}246\,x$. L'écart type d'estimation (σ_{Dyx}) est égal à $\pm$ 15,17. On sera certain d'une baisse du plan d'eau lorsque la pluviosité x des 30 jours considérés sera inférieure à $\frac{17{,}96 - 15{,}17}{0{,}246} = 11{,}3$ mm, équation obtenue en faisant $Y + \sigma_{Dyx} = 0$. Cette valeur est, d'ailleurs, très voisine de celle (15 mm mensuels) citée par BEAUVERIE (2) comme déterminante d'un effet de sécheresse en Limagne.

Les variétés très précoces (type *Étoile de Choisy*) épient en fin de période sèche (23 mai en moyenne, graphique III), d'où un désavantage très net par rapport aux variétés n'épiant que 15 jours plus tard. Ces dernières, pour cette période critique de la végétation, bénéficient de pluies abondantes (graphique II). Ce fait est particulièrement marquant si l'on met en parallèle deux variétés de productivité voisine mais de précocité très différente : *Étoile de Choisy* et *Cappelle*.

Différence : Cappelle moins Étoile de Choisy, concernant :	Années							
	1949	1950	1951	1952	1953	1954	1955	1957
La *pluviosité* en mm. des 5 semaines précédant la floraison	+ 32,4	— 19,8	+ 15,9	+ 0,1	+ 50,3	+ 32,8	+ 44,8	— 8,2
Le *rendement* en % de Cappelle (moyennes des essais sur plantes sarclées)	+ 4,5	+ 3,5	— 6,5	+ 0,5	+ 13,0	+ 11,5	+ 17,5	— 1,0

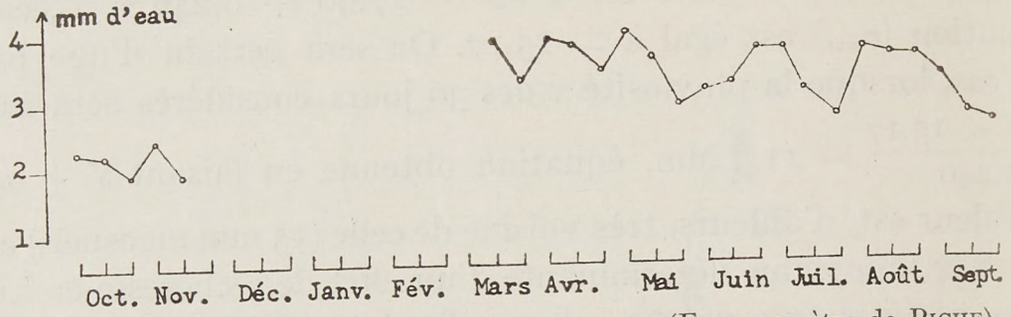
Par rapport à *Cappelle*, le déficit pluviométrique durant le mois précédant l'épiaison est particulièrement marqué pour *Étoile de Choisy* en 1949, 1953, 1954 et 1955 (30 à 50 mm). En 1953, 1954, 1955, *Étoile*



GRAPHIQUE IV. — Degré hygrométrique moyen par décade.

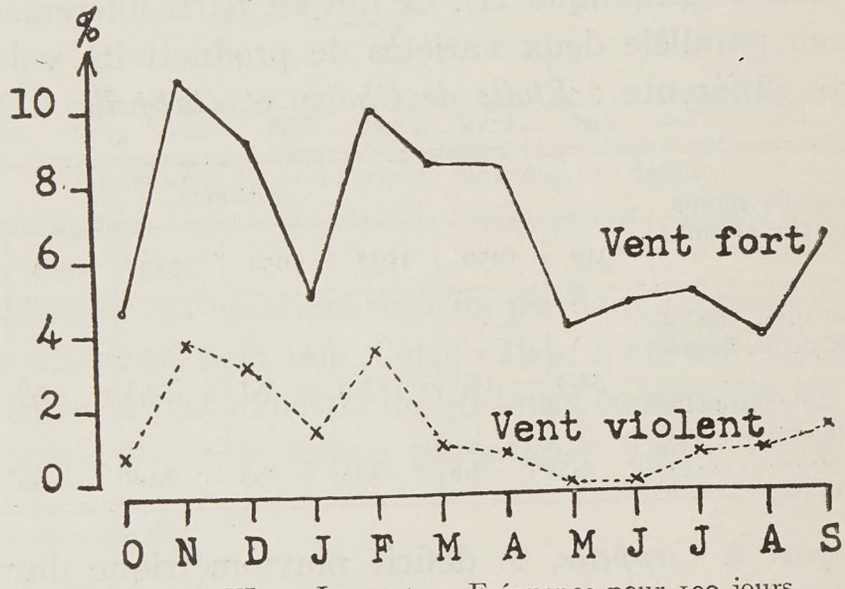
de Choisy subit corrélativement une chute de rendement significative de 11 à 17 p. 100 par rapport à Cappelle. En 1949, où pourtant l'échaudage a sévi avec force, la plus grande précocité d'*Étoile de Choisy* n'a pas réussi à lui faire remonter entièrement le handicap créé à la floraison. En 1951, bien que la pluviosité avant la floraison soit sensiblement équi-

valente pour les 2 variétés, *Étoile de Choisy* a un rendement supérieur à Cappelle en raison de son meilleur comportement à la verse.



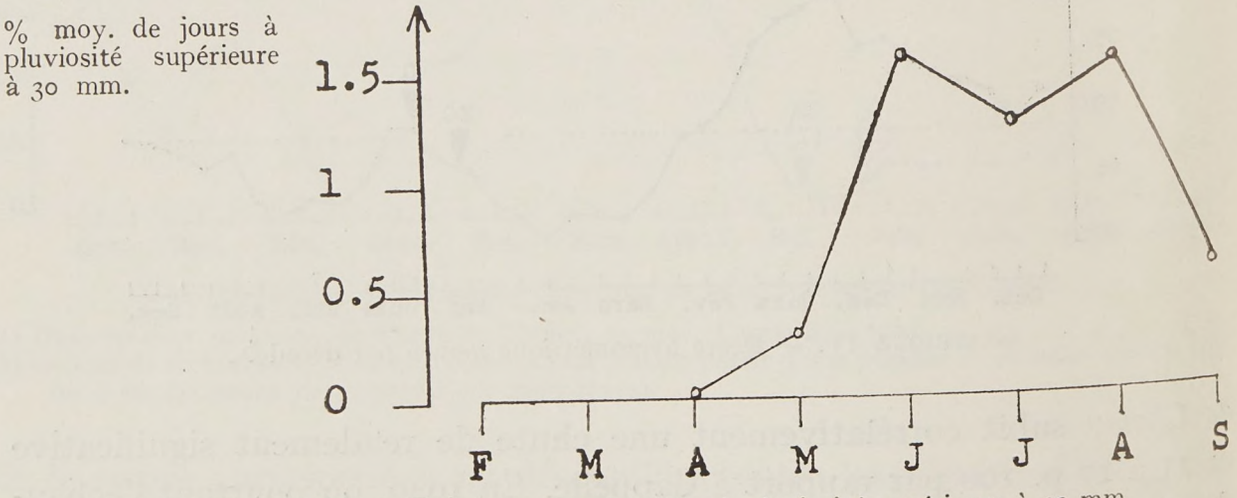
GRAPHIQUE V. — Évaporation journalière moyenne (Evaporomètre de PICHE).

L'action de la sécheresse durant les 2 dernières décades de mars et les deux premières d'avril est encore accusée par un *degré hygrométrique*



GRAPHIQUE VI. — Le vent — Fréquence pour 100 jours.

moyen bas. A cette période (graphique IV) correspondent les degrés hygrométriques moyens les plus faibles de l'année. Ce degré hygromé-



GRAPHIQUE VII. — Fréquence des journées à pluviosité supérieure à 30 mm.

trique faible, accompagné de vents violents (graphique VI) détermine une très forte *évaporation*. La hauteur d'eau moyenne journalière évaporée

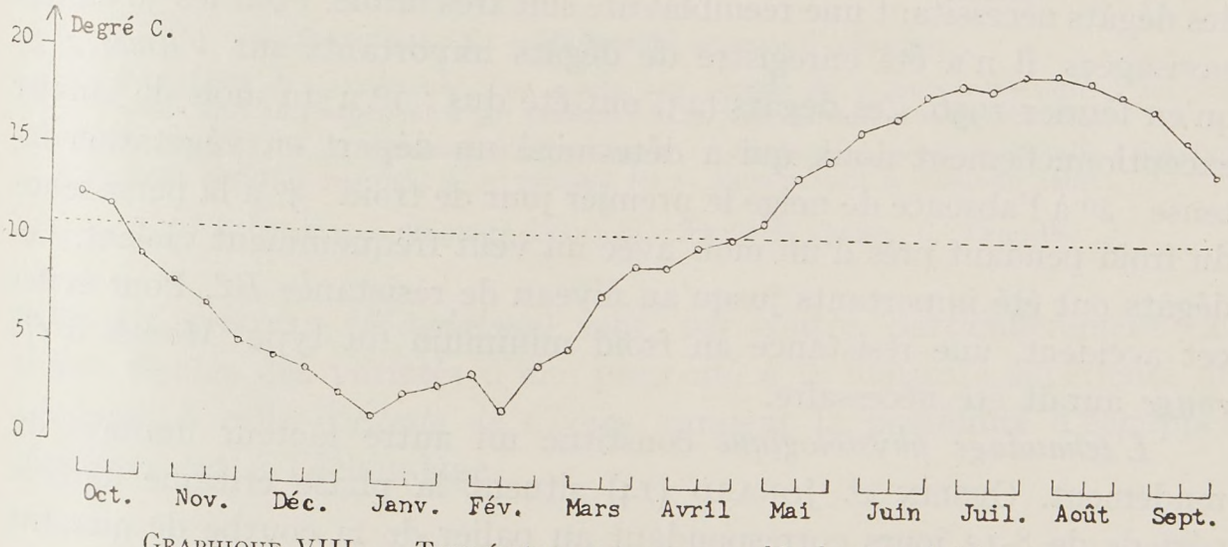
(évaporomètre de PICHE) en mars, avril et début mai est aussi élevée qu'en août (graphique V).

Les *orages* accompagnés de pluies violentes susceptibles de provoquer la verse sont surtout à craindre en juin (graphique VII). Pour la période 1949-1957, dans les conditions normales de culture, il n'y a eu verse qu'en 1951 et 1954 avec les intensités moyennes suivantes (notation de 0, non versé, à 5, verse totale) :

Années	1951	1954
Nombre d'essais	5	4
Époque de la verse	1er et 2e décale de Juin	1er décade de Juin
Étoile de Choisy	0	0
Cappelle	2,5	0
Vilmorin 27	3,4	0,1
Vilmorin 23	4,0	0,9

Températures moyennes et extrêmes.

D'après GESLIN (13), du semis à la levée (définie par 50 p. 100 de plantules pointant au-dessus du sol) la somme des températures moyennes nécessaires (sous abri à 2 m) est de 122° pour des graines placées à 5 cm



GRAPHIQUE VIII. — Température moyenne par décade sous abri à 2 m.

de profondeur dans un mélange en parties égales de terreau et de sable et maintenues à humidité convenable. Pour une température moyenne journalière constante de 5°, cette valeur correspond à une durée de 25 jours, à 15 jours pour 8°C. On peut admettre que, dans les conditions de culture normale, et pour une levée de la totalité des semences viables, il faille 30 et 20 jours. La rapidité de levée est, d'autre part, conditionnée par la profondeur du semis. ECOCHARD (9) a montré qu'entre un semis à 2 cm de profondeur et un semis à 8 cm on observait un décalage à la levée important.

Le graphique VIII montre qu'en Limagne, dès la 3e décade de novembre, les *températures moyennes journalières* tombent déjà aux environs

de 5°C. Pour assurer un peuplement régulier et suffisamment précoce pour permettre un endurcissement progressif au froid de la plante avant les gelées, la levée doit s'effectuer normalement dans les premiers jours de décembre, ce qui correspond à un semis de début novembre pour des grains placés à 2-5 cm de profondeur.

La fréquence des *températures minima*, sous abri, inférieures à — 12°5 est donnée dans le tableau ci-dessous :

Probabilité (pour 100 années) de la présence d'au moins 1 jour à basse température. (Période 1929-1958)

Minimun absolu sous abri 2 m	Avec ou sans couverture de neige					Sans couverture de neige				
	Déc.	Janv.	Févr.	Mars	Année entière	Déc.	Janv,	Févr.	Mars	Année entière
≤ — 12°5....	13,3	26,7	30,0	3,3	60,0	0,0	6,7	13,3	0,0	20,0
≤ — 15.....	6,7	23,4	16,7	3,3	46,7	0,0	3,3	3,3	0,0	6,7
≤ — 17°5....	3,3	13,3	10,0	0,0	26,7	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0
≤ — 20°.....	3,3	6,7	0,0	0,0	10,0	0,0	0,0	0,0	0,0	0,0

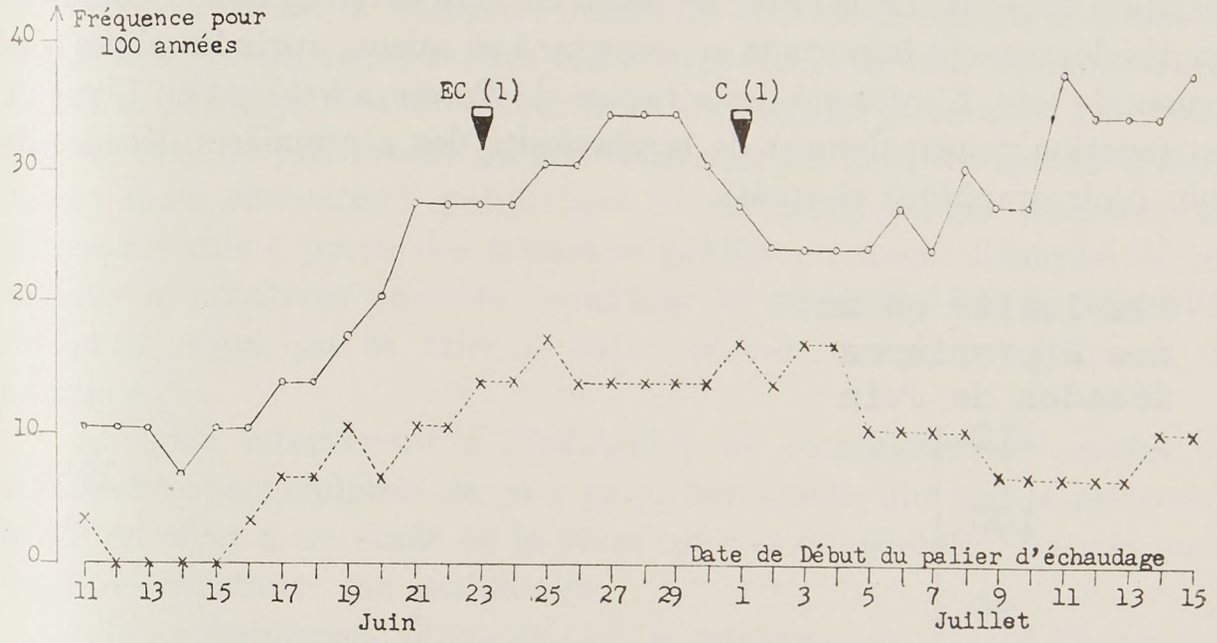
Les températures critiques pour le Blé (< — 15°C) sont rarement atteintes en l'absence de neige. Ce qui explique que pour des variétés d'une résistance au froid très moyenne (niveau *Vilmorin 27*), la fréquence des dégâts nécessitant une réemblavure soit très faible. Pour les 30 années envisagées, il n'a été enregistré de dégâts importants sur *Vilmorin 27* qu'en février 1956. Ces dégâts (23) ont été dus : 1° à un mois de janvier exceptionnellement doux qui a déterminé un départ en végétation intense ; 2° à l'absence de neige le premier jour de froid ; 3° à la persistance du froid pendant près d'un mois avec un vent fréquemment violent. Les dégâts ont été importants jusqu'au niveau de résistance *B2*. Pour éviter cet accident, une résistance au froid minimum du type *Moutôt à épi rouge* aurait été nécessaire.

L'échaudage physiologique constitue un autre facteur limitant du rendement. Geslin et Jonard (14) situent la phase critique dans la période de 8-12 jours correspondant au palier de la courbe de quantité d'eau contenue dans 1000 grains. Au cours de cette période, des températures maxima sous abri supérieures à 30°C pendant un minimum de deux jours consécutifs sont susceptibles de déterminer un échaudage. L'échaudage est maximum lorsque les températures élevées coïncident avec le début du palier. Azzi (1) pense que les maxima de température ne sont pas suffisants par eux-mêmes pour déterminer l'échaudage, le vent et en général toutes les conditions atmosphériques très favorables à la transpiration et à l'évaporation sont des facteurs indispensables.

En Limagne (graphique IX), les probabilités d'échaudage sont maxima pour des variétés dont le palier d'eau débute entre le 25 et le 30 juin et après le 10 juillet. Un échaudage très important consécutif

à une période de 4 jours à maximum supérieur à 30°C est relativement rare (environ une année sur 10) mais à redouter lorsque le palier d'eau débute entre le 23 juin et le 4 juillet. Pendant la période critique, l'action des températures élevées est renforcée par un degré hygrométrique faible déterminant une évaporation intense (revoir graphiques VI et VII).

Les variétés très précoces (*Étoile de Choisy*) ou 1/2 tardives (*Cappelle*) à tardives sont les mieux placées pour échapper à l'échaudage. Les va-



GRAPHIQUE IX. — Probabilité moyenne d'échaudage.

o—o—o Probabilité de la présence d'au moins une période de 2 jours consécutifs à maxima (sous abri 2m) supérieur à 30° pendant les 10 jours suivant le début du palier.

x—x—x Probabilité de la présence d'au moins une période de 4 jours consécutifs à maxima (sous abri 2m) supérieur à 30° pendant les 10 jours suivant le début du palier.

(1) Début moyen du palier d'eau ; EC : Étoile de Choisy ; C : Cappelle.

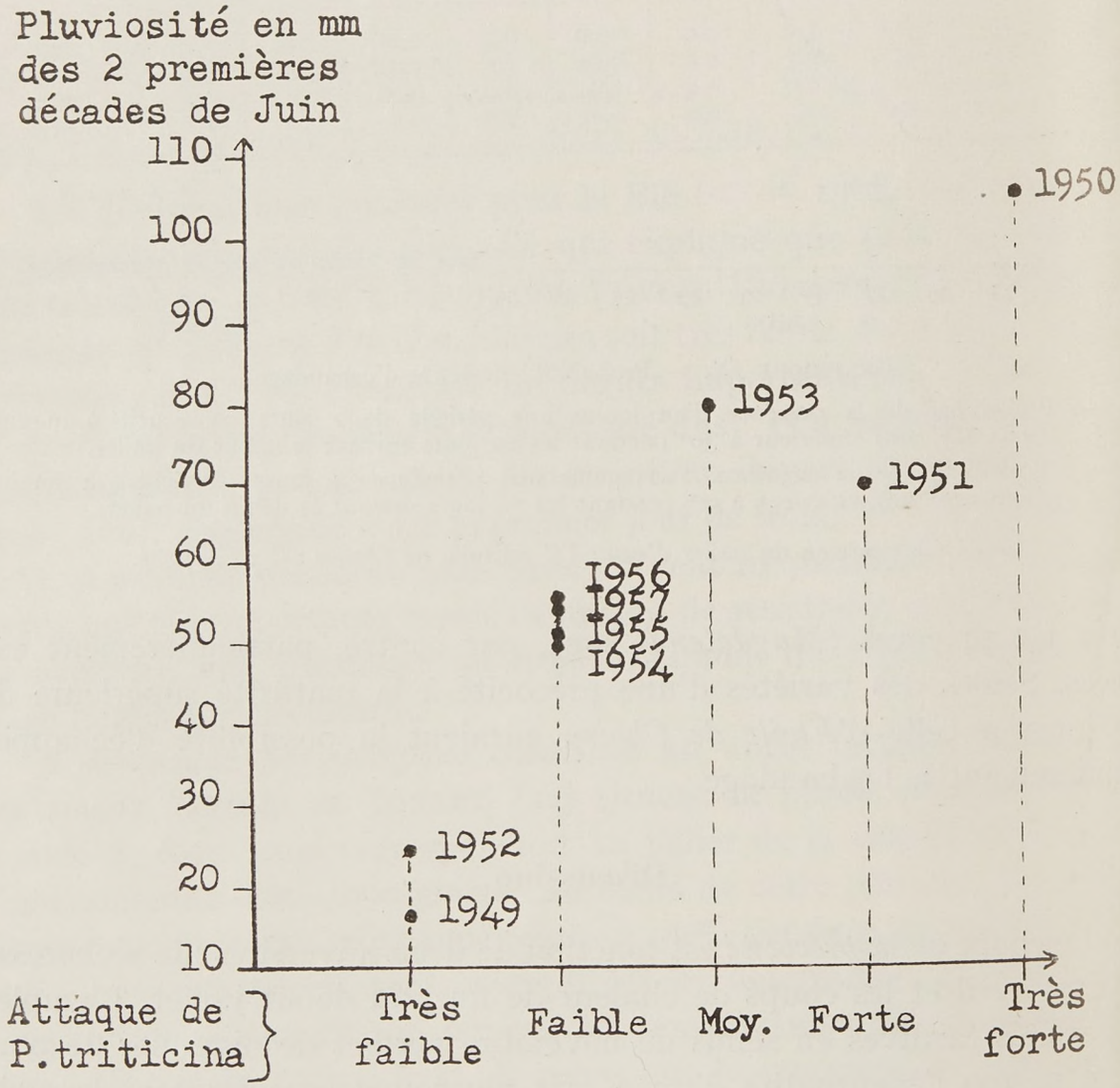
riétés 1/2 précoces (*Magdalena*) sont, par contre, particulièrement exposées. Seules des variétés d'une précocité à la maturité supérieure de 5-6 jours à celle d'*Étoile de Choisy* auraient la possibilité d'échapper régulièrement à l'échaudage.

Discussion.

Le choix de la *précocité* est fonction de deux adversités : la sécheresse de mars-avril et les coups de chaleur de fin juin début juillet. L'emploi de variétés tardives en semis de novembre permet de diminuer de plus de 30 p. 100 l'éventualité d'un déficit pluviométrique pendant le mois précédant la floraison, déficit déterminant des chutes de rendement de 10 à 20 p. 100. L'utilisation de variétés 1/2 tardives (type *Cappelle*) à tardives ne conditionne pas, par ailleurs, une augmentation sensible des dangers d'échaudage par rapport à une variété précoce (type *Étoile de Choisy*).

Le semis tardif (décembre) d'une variété 1/2 précoce, en retardant la date de floraison peut permettre d'arriver à peu près au même résultat mais présente d'assez graves aléas relativement à la levée qui, en raison des moyennes de température basses à cette époque, se fait beaucoup plus lentement, d'où risques de perte de grains en terre.

Toutefois, en diminuant la précocité, on augmente parallèlement les risques de dégâts par les *Rouilles noire et brune*. Ces Rouilles, en raison du degré hygrométrique faible sévissant en avril et début mai ne prennent un développement important qu'assez tard en saison, après les pluies orageuses de juin. L'intensité des attaques de *Puccinia triticina* en Limagne est fonction principalement de la pluviosité des 2 premières décades de juin (voir graphique ci-après).



Les Rouilles noire et brune, en raison des températures d'avril et début mai favorables au développement primaire de la maladie (4), sont toujours présentes en Limagne, mais avec des intensités variables suivant la pluviosité lors de la phase de propagation. Sans rechercher une résistance totale, il apparaît malgré tout nécessaire de ne retenir pour

cette région que des variétés présentant une résistance pratique acceptable à ces Rouilles.

La *Rouille jaune*, en raison du degré hygrométrique très faible de mars-avril ne se développe pas ou très peu et n'a jamais d'incidence sur les récoltes.

Du point de vue *résistance au froid*, pour éviter toute destruction catastrophique, il apparaît nécessaire, en Limagne, de s'adresser à des variétés présentant la résistance minimum au froid de *Moutôt à épi rouge*. Cependant, étant donné la très faible probabilité de voir les emblavures détruites par le gel, le cultivateur peut se contenter de semer à l'automne des variétés ne présentant qu'une résistance au froid du niveau *Vilmorin 27* mais *alternatives*, permettant en cas (rare) de gel d'assurer un nouveau semis à partir des semences gardées en stock. L'emploi de ces variétés alternatives présente l'avantage de permettre des semis tardifs lorsqu'ils n'ont pu se faire à date normale, ce qui est fréquent en Limagne.

La *verse* intervenant à l'épiaison peut occasionner des chutes de rendement spectaculaires de 30 à 50 p. 100. Quelle que soit la précocité, le Blé est alors à un stade où la verse est très dangereuse : un très haut degré de résistance est souhaitable.

L'hiver faiblement pluvieux (24), le printemps sec (21) et l'épaisseur de la couche de limon (1 m. en moyenne) assurant un drainage efficace de l'eau superficielle font que le *Piétin-verse* est pratiquement inconnu en Limagne où le cultivateur sème fréquemment plusieurs Blés à la suite.

Résumé.

Cette étude a été entreprise dans le but d'apporter au sélectionneur de Blé travaillant pour la région de la Limagne une base de travail en définissant, par rapport au climat, les caractéristiques physiologiques les plus favorables à l'extériorisation d'un rendement élevé et régulier :

1° Épiaison assez tardive (1re quinzaine de juin) correspondant au type *Cappelle* pour un semis de novembre.

2° Résistance à la verse aussi élevée que possible (niveau *Étoile de Choisy-Cappelle*).

3° Alternativité aussi grande que possible (niveau *Hybride de Bersée*) en excluant une sensibilité au froid supérieure à celle de *Vilmorin 27*.

4° Bonne tenue aux Rouilles noire et brune.

Dans la mesure où elle peut être associée à une productivité élevée, il serait, de plus, très souhaitable de rechercher une résistance élevée à la sécheresse et à l'échaudage.

SUMMARY

Characteristics of adaptation of wheat varieties to the « Plaine de Limagne »

This study has been undertaken in order to bring to the wheat-breeder working for the region of Limagne, a basis of work by giving a definition, in correlation with the climate, of the physiological characteristics the most favourable to a high and regular yield.

1° Earing rather late (first fortnight of June) corresponding to the type « *Cappelle* », for a sowing made in November.

2° Lodging resistance as high as possible (like *Etoile de Choisy-Cappelle*).

3° Critical seeding date for normal heading as late as possible, a winter hardiness lower than the hardiness of *Vilmorin 27* being excluded.

4° Good tolerance to stem and leaf rusts.

As long as it can be associated to a high productivity, it would be, moreover, very desirable to look for a high resistance to drought and heat.

ZUSAMMENFASSUNG

Adaptationsmerkmale der Weizensorten für die Plaine de Limagne.

Diese Arbeit soll dem Weizenzüchter, der sich für die Gegend der Limagne interessiert, dadurch eine Arbeitsbasis geben dass sie, in Bezug auf die dortigen klimatischen Verhältnissen, die physiologischen Merkmale für die Erzielung von hohen und regelmässigen Erträgen bestimmt :

1. Ziemlich späte Aehrenbildung (erste Hälfte von Juni) was dem Typ « Cappelle » bei Novemberaussaat entspricht.

2. Möglichst hohe Standfestigkeit (gleich Etoile de Choisy oder Cappelle).

3. Möglichst breite Alternativität (gleich Hybride de Bersée). Grenze der Kälteempfindlichkeit : Vilmorin 27.

4. Gute Haltung gegenüber dem schwarzen und dem braunen Rost.

Soweit dadurch einen hohen Ertrag nicht ausgeschlossen wird, wäre es wünschenswert eine gute Widerstandsfähigkeit gegenüber Trockenheit und Hitzeschaden zu erstreben.

Характеристики приспособления пшениц для равнины Лиманъ.

Ж. ПАКЭ.

РЕЗЮМЕ

Эта работа была предпринята с целью дать селекционеру пшеницы, работающуму для района Лиманъ, базу работ, определяя, в отношении к климату, физиологические характеристики, наиболее благоприятные для выявления высокого и стойкого урожая :

1. Колошение довольно позднее (первая половииа июня) соответствующее типу « Cappelle » для посева в ноябре.

2. Устойчивость к полеганию (уровень « Étoile de Choisy » — « Cappelle »).

3. Способность посева вплоть до весны (уровень « Hybride de Bersee ») исключая чувствительность к холоду большую чем у « Vilmorin 27 ».

4. Хорошая устойчивость к черной и к бурой ржавчине.

Желательно искать стойкость к засухе и к запалу, по мере возможности ассоциации этого качества с высокой урожайностью.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

(1) Azzi (G.). — Écologie agricole. Paris (J.-B. Baillère et fils), 428 p., 1954.

(2) Beauverie (J.). — Influence de la hauteur d'eau météorique pendant la période critique du Blé sur le rendement. *C. R. Ac. Sciences*, **176,** 107, 1923.

(3) Boischot. — Cité dans (7), p. 111.

(4) Chester (K. S.). — The nature and prevention of the Cereal Rusts as exemplified in the Leaf Rust of wheat. *Ann. Cryptogamici et Phytopathologici*, **4,** 269 p., 1946.

(5) Collier (D.). — Contribution à l'étude des terres noires de la Limagne d'Auvergne. Constitution et genèse. Thèse, Clermont-Ferrand, 94 p., 1948.

(6) Collier (D.), Gachon (L.), Robelin (M.). — Cinquième année d'expérience en cases de végétation de la Station d'Agronomie du Massif Central. *C. R. Ac. Agric. de Fr.*, **43,** 664-670, 1957.

(7) Demolon (A.). — Croissance des végétaux cultivés. Paris (Dunod), 474 p., 1941.

(8) Dusseau (A.). — Contribution à l'étude écologique du Blé. Thèse. Valence-sur-Rhône (Imprimeries réunies), 317 p., 1931.

(9) Écochard (R.). — Influence de la profondeur du semis sur la croissance et le rendement du Blé. *C. R. Ac. Agric. de Fr.*, **39,** 765-769, 1953.

(10) Fosseux (G. de), Simon (M.), Guimbart (C.), Verbiest (R.). — Détermination de la valeur agricole des variétés de Blé d'automne et de printemps cultivées dans le Bassin parisien et le Nord-Est de la France. *B. T. I.*, 114, 577-608, 1956.

(11) Garola (Mlle). — Influence des conditions climatiques sur le rendement du Blé en Beauce. *C. R. Ac. Agric. de Fr.*, **21,** 1034-1039, 1935.

(12) Geslin (H.). — Climat et rendement du Blé dans la région parisienne. *C. R. Ac. Agric. de Fr.*, **23,** 147-152, 1937.

(13) Geslin (H.). — Étude des lois de croissance d'une plante en fonction des facteurs du climat (température et radiation solaire). Contribution à l'étude du climat du Blé. Thèse, Paris (Imprimerie Nationale), 116 p., 1944.

(14) Geslin (H.), Jonard (P.). — Maturation du Blé et climat. *Ann. Nutrition et Aliment.*, **2,** n° 3-4-5-6, 111-121, 1948.

(15) Geslin (H.), Vernet (A.). — Maturation du Blé et climat. *Ann. Am. des Pl.*, 253-256, 1952.

(16) Jonard (P.). — Les Blés tendres cultivés en France. Paris (I. N. R. A.), 491 p., 1951.

(17) Joret, Malterre. — Conditions météorologiques et rendement dans le Santerre. *C. R. Ac. Agric. de Fr.*, **20,** 663-666, 1934.

(18) Joret, Malterre. — Influence des facteurs météorologiques dans la culture du Blé en Santerre. *C. R. Ac. Agric. de Fr.*, **21,** 223-227, 1935.

(19) Machali (M.). — Prévision du rendement du Blé d'après les éléments météorologiques. Thèse, Paris (Librairie des Sciences politiques et sociales), 1931.

(20) Maliboga (A.). — Trudy po prikladnoi Botanika i Seleksii, **12,** 1927, cité dans (7).

(21) Mayer (M.). — Les piétins du Blé. Sélection en vue de la résistance. Importance des techniques culturales. *Journées nationales d'études théoriques et pratiques « Semences », Rennes*, 17-24, 1955.

(22) PAPADAKIS (J. S.), TALELLIS (D. E.). — Expériences sur la période critique du Blé par rapport à l'eau et l'échaudage du grain. *Bull. Sci. Inst. Am. Pl. de Thessaloniki*, **29**, 13-32, 1937.

(23) PAQUET (J.), PLUMET (H.). — Expérimentation des variétés de céréales dans la région du Centre et du Massif Central. *B. T. I.*, 114, 649-696, 1956.

(24) PONCHET (J.). — Le piétin-verse du Blé ; épidémiologie, appréciation du comportement variétal. Conférence EUCARPIA, Versailles, 1958.

(25) SANSON (J.). — Influence météorologique des mois d'avril, mai et juin sur le rendement des Blés dans le Centre de la France. *C. R. Ac. Agric. de Fr.*, **12**, 1054-1058, 1926.

NOTE SUR LE COMPORTEMENT DES VARIÉTÉS DE BLÉ A LA ROUILLE JAUNE AU COURS DES ANNÉES 1954, 1955, 1957

PAR

M. SIMON et L. CROISIER

Station centrale de Génétique et d'Amélioration des Plantes.
Versailles.

PLAN DU MÉMOIRE

Introduction.
Matériel utilisé et relevé des observations.
Facteurs influant sur le développement de la rouille jaune.
Résultats des observations.
Problème de races.
Conclusions.

INTRODUCTION

Parmi les maladies graves dont souffre le Blé, la Rouille jaune *Pucinia glumarum* (SCHM) ERICKS et HAR, est celle qui est le plus fréquemment constatée dans la zone Nord et Nord-Ouest de la France.

D'une façon générale, sous le climat parisien, on peut distinguer deux époques d'apparition de la Rouille jaune :

– la première se situe des semailles d'hiver au milieu du printemps, au cours de laquelle se constituent les foyers primaires ; on observe alors des sores peu nombreuses localisées sur quelques feuilles.

– la deuxième, à partir du printemps jusqu'au début de la dessiccation des feuilles du blé, les foyers primaires prennent de l'extension, la maladie se généralise rapidement, pour attaquer, dans les conditions favorables (température de 0° à 15°) les feuilles et les glumes.

L'absence d'épidémie généralisée, entre les années 1948 et 1954, la création de nouvelles variétés pratiquement résistantes, donnaient à penser que le problème de la rouille jaune était devenu d'une importance

secondaire. Malheureusement, au cours des années 1954, 1955, 1957, elle est apparue avec une nouvelle vigueur et sous des aspects assez particuliers, pour attirer à nouveau l'attention.

Matériel utilisé et relevé des observations.

Le matériel observé est constitué par une collection de variétés et d'hybrides cultivés ou étudiés en France. Elle est semée, suivant les années, à la fin d'octobre ou au début de novembre. Une variété est représentée par 6 à 10 lignes de 1,50 m d'environ 30 plantes chacune. Nous avons choisi, parmi les variétés en collection, 27 d'entre elles, qui ont été jugées les plus représentatives par leur comportement vis-à-vis de la rouille jaune. Les résultats des notations de la maladie sont consignés dans le tableau I.

TABLEAU I

Variétés	Années			
	1948	1954	1955	1957
Aisne	—	0,5	1,5	0
Artois	—	—	2,5-3	0,5
Aubers	—	1,5	1	3
Auchy	3	2,5	1,5	traces
Bellevue	2	3,5	3 (1)	4
Blanc Hâtif Cambier	3	2,5	1,5 (1)	—
Blé d'Avril	4,5	—	4 (1)	4,5
Blé du Mesnil	3,5	4	2 (1)	0,5
Bon Fermier	3,5	2,5 à 4	4 (1)	1
Cappelle Desprez	2,5	1,5	2 (1)	0,5
Cloche 26	3,5	3,5	3,5 (1)	0,5
Étoile de Choisy	—	1	1	1-3 (3)
Fylgia de Printemps	3,5	2	2 (1)	3,5
Élite Lepeuple	—	traces	traces	1
Ile-de-France (1)	(3)? (2)	0,5	1,5 (1)	traces
Heurtebise	—	0	traces	0
Imperator	3,5	3	1,5	0
Lille Desprez	—	1,5	3,5	1
Noël	2,5	1	2 (1)	0
Magdalena	—	0,5	1	1
Nord Desprez	3	4	4 (1)	3
Rouvillers 54	—	2	4 (1)	1
Vaillant	—	0,5	0	0
Vilmorin 23	—	1,5-3	3 (1)	2
Vilmorin 27	2	0,5	1 (1)	0
Vilmorin 53	—	0,5	2	0
Yga	1	0,5	0,5	0

(1) Rouille jaune sur glume : notation 0 = indemne ; 5 = très atteinte.
(2) Note douteuse et tout à fait discordante du fait de la présence de rouille brune
(3) Note attribuée, avant épiaison, en grande culture.

Ce tableau fait apparaître une forte discordance entre les notations des diverses années pour certaines variétés. C'est le cas notamment d'*Ile de France*, *Cappelle*, *Vilmorin 27*, *Artois*, *Rouvillers* 54. Ces différences de comportement des variétés d'une année sur l'autre sont-elles dues à l'action de facteurs climatiques ou, au contraire, sont-elles le résultat de

la présence de plusieurs biotypes dont la virulence et la nocivité vis-à-vis des variétés sont différentes? Pour cela envisageons les facteurs qui ont une action marquée sur l'évolution de Puccinia glumarum.

Facteurs influant sur le développement de la Rouille jaune.

En premier lieu, signalons que l'identité de toutes les variétés retenues dans le tableau I a été vérifiée.

Nous avons, dans le tableau II (cf. page suivante), rassemblé les dates de montée, d'épiaison de *Cappelle Desprez* et la date d'apparition de la rouille. En 1954, les premiers foyers de la maladie ont été notés très tard, du 27 avril au 19 mai ; la montée des blés ne s'est faite que fin avril. Inversement, en 1957 la montée s'est déclenchée très tôt (à la fin mars ou au début d'avril) et la présence de foyers a été observée entre le 5 et le 10 avril. Si l'épiaison se fait à peu près à la même date pour toutes les années sauf en 1948, année pour laquelle nous manquons d'information, nous constatons que la longueur de la phase Montée-Epiaison varie avec les années, pour une même variété. Cette constatation est importante. Plus cette phase est longue, plus une variété sensible à ce stade risque d'être attaquée. C'est le cas d'Etoile de Choisy.

La généralisation de la maladie est fonction de la température et de l'humidité des mois d'avril, mai, juin. L'année 1955 en est un exemple frappant. Deux époques bien distinctes de développement de la rouille jaune ont été observées. Elles correspondent à des alternances de température et d'humidité (tableau III, cf. page suivante).

En 1957, cette alternance de température froide et chaude durant les mois de mai et juin est moins prononcée, la pluviosité est moins forte. La rouille s'est propagée progressivement jusqu'au 10-15 juin, époque d'intensité maximum, mais après cette date elle disparaît rapidement. Cette disparition correspond à une période de 6 journées à très forte chaleur; l'amplitude des températures maxima à 0,05 m oscille de 34°2 à 36°8.

Résultats des observations.

Dans le tableau I, nous avons remarqué la bonne concordance des notes entre les années 1948 et 1955, une certaine discordance entre les années 1954 et 1955 et une autre plus forte entre toutes ces années et 1957. Le tableau IV (cf. page 5) en donne un résumé; les notes consignées ne sont pas toujours les notes finales : ce sont celles relevées en juin au moment de la floraison ou peu de temps après. Nous avons vu que les conditions climatiques de l'année 1954: hiver rigoureux, départ en végétation tardif, apparition tardive de la rouille pouvaient expliquer dans une certaine mesure le manque de concordance pour certaines variétés entre cette année et 1955.

Le cas est tout autre pour 1957, la phase « montée-épiaison » est très longue, le tallage très important, la rouille apparaît très tôt et cependant les variétés *Lille Desprez, Bon Fermier, Vilmorin* 53, *Rouvillers* 54, *Artois*, toutes sensibles à la floraison, quelque soit le stade, sont notées pratiquement résistantes ou peu sensibles à la floraison.

Il est probable qu'en l'absence des très fortes chaleurs de la deuxième quinzaine de juin, l'épidémie aurait continué à évoluer. Il n'en reste pas moins vrai qu'à la date du 12 juin l'attaque était assez virulente pour donner la note 4 sur 5 à *Bellevue et Blé d'Avril*. Ceci montre que les conditions climatiques de l'année antérieures au 12 juin sont aussi favorables, sinon plus, que celles de 1955 ou 1954 à une même époque.

TABLEAU II

1948			1954			1955			1957		
Appar. rouille jaune	Montée	Épiaison	Appar. rouille jaune	Montée	Épiaison	Appar. rouille jaune	Montée	Épiaison	Appar. rouille jaune	Montée	Épiaison
—	12/4	26/5	27/4	30/4	5/6	13-24/4	22/4	6/6	5-10/4	1/4	3/6

TABLEAU III

Époque	Précipitations en m/m	Amplitude des maxima à 0,05 m	Date de notation rouille jaune	Variétés				
				Nord	Bellevue	Cappelle	V. 23	R 54
1-12/5/1955	11	23,2-29,6	2/5	1	1	0,5	1	1,5
13-23/5/1955	31,4	18,0-23,8	—					
24/5-6/6/1955	49,1	22,5-33,1	24/5	3	1	1	1	3,5
7-13/6/1955	33,1	16,6-26,2	11/6	4	3	2	3	4
14-30/6/1955	3,2	23,0-34,8	4/7	+ (1)	+ (1)	+ (1)	+ (1)	+ (1)

(1) Rouille jaune sur glume.

TABLEAU IV

Variétés	24/6/1948	22/6/1954	11/6/1955	12/6/1957
Aubers	—	1,5	1	3
Blé d'Avril	4,5	—	4	4
Bellevue	2	3,5	3	4
Bon Fermier	3,5	2,5	4	1
Cappelle	2,5	1,5	1,5-2	0,5
Élite		traces	traces	1
Fylgia	3,5	2	2	3,5
Ile-de-France	3	0,5	1,5	traces
Rouvillers 54	—	2	4	1
Vilmorin 27	2	0,5	1	traces
Vilmorin 23		3	3	1,5

Cette même année quelques-unes des variétés citées se trouvaient côte à côte dans la collection de Rennes. Voici les notations relevées à Rennes et à Versailles :

	Rennes 1957	Versailles 1957
Artois	2	0,5
Bellevue	3	4
Cappelle	1,5	0,5
Étoile de Choisy	0,5	1
Ile-de-France	0,5	0
Heine VII	2	4
Magdalena	0,5	1
Vilmorin 23	2	2
Vilmorin 27	1,5	0
Yga	0,5	0,5

Les notes des variétés *Cappelle Desprez, Vilmorin 27, Artois, Heine VII,* font ressortir des différences dans les notations faites à Versailles en 1957 et au cours des années antérieures.

En 1958 nous devions faire la même constatation mais entre deux semis réalisés à Versailles.

Deux collections comprenant un certain nombre de variétés communes éloignées l'une de l'autre d'environ 200 m et semées à des dates différentes, collection A semée le 26 octobre 1957 et collection B semée le 26 novembre 1957, ont été attaquées par la rouille jaune, attaque de moyenne importance.

Les variétés ci-dessous ont été notées de la façon suivante :

	Collection A semis du 26.10.1957	Collection B semis du 26.11.1957
Artois	1,5	0
Blé des Dômes	2	3
Bellevue	3,5	4
Cappelle	1,5	0
Étoile de Choisy	1	1
Heine VII	—	4
Magdalena	0,5	0,5
Lille	4	—
Vilmorin 23	2,5	2
Vilmorin 27	1,5	0
Yga	0,5	0

Nous faisons figurer *Heine VII* et *Lille,* bien qu'elles ne soient pas présentes dans les deux semis, car la rouille est apparue en premier lieu sur ces deux variétés. Elles ont servi en quelque sorte de foyer d'infection. Leur présence respective semble agir d'une façon déterminante sur l'évolution et l'intensité de la rouille jaune.

Les notes de *Cappelle, Vilmorin 27, Artois,* apparaissent à nouveau discordantes, celles de *Bellevue, Vilmorin 23,* marquent toujours une forte ou une assez forte sensibilité variétale; par contre celles d'*Yga, Magdalena* restent faibles.

Problème de races.

Toutes ces notations nous permettent d'émettre l'hypothèse de la présence en France d'au moins deux grands biotypes de rouille jaune. L'un serait particulier au groupe *Cappelle, Vilmorin 27, Vilmorin 23*, l'autre au groupe *Heine VII*.

Le problème n'est pas nouveau, WILHELM (1931) discerne 5 races à l'intérieur de *Puccinia glumarum* du blé ; GASSNER et STRAUB en 1931-1934, RUDORF et JOB en 1934, confirment l'existence de certaines d'entre elles.

Les travaux récents de chercheurs (1) anglais, allemand, belge et hollandais mettent en évidence, dans la zone tempérée de l'Europe Occidentale, la présence possible de deux grands groupes de races, l'un appelé 2x attaquant fortement *Cappelle-Desprez* et modérément *Heine VII*, l'autre appelé 7 ou 8x attaquant particulièrement *Heine VII* et faiblement *Cappelle-Desprez*. Il est possible que ces deux groupes puissent encore se subdiviser comme le montrent les notes d'*Ile de France* et de *Vilmorin 27* (cf. tableau I).

CONCLUSIONS

A dater de 1957, il semble qu'effectivement un biotype particulier de rouille jaune se soit installé en France, introduit probablement par la zone Nord. Il attaque fortement *Heine VII* et faiblement les variétés du groupe : *Cappelle-Desprez, Vilmorin 27*.

Le comportement des variétés clés telles que *Yga, Vilmorin 27, Vilmorin 23, Ile de France, Heurtebise, Cappelle-Desprez, Bellevue, Blé d'Avril, Artois* et d'autres préconisées par les auteurs étrangers, doit être à nouveau observé à tous les stades de leur développement soit en serre soit en champ.

A Versailles, il nous est apparu que les variétés possédant une résistance réelle, *Heurtebise, Yga, Magdalena* ne sont jamais fortement attaquées quel que soit le biotype de rouille jaune présent.

RÉSUMÉ

A dater de 1957, il semble qu'effectivement un biotype particulier de rouille jaune se soit installé en France, introduit probablement par la zone Nord. Il attaque fortement *Heine VII* et faiblement les variétés du groupe : *Cappelle-Desprez, Vilmorin 27*.

Le comportement des variétés clés telles que *Yga, Vilmorin 27, Vilmorin 23, Ile de France, Heurtebise, Cappelle-Desprez, Bellevue, Blé d'Avril, Artois* et d'autres préconisées par les auteurs étrangers doit être à nouveau observé à tous les stades de leur développement soit en serre, soit en champ.

(1) MACER, Angleterre; LEIN-RICHTER, Allemagne; NOULARD, Belgique, ZADOCKS; Hollande.

A Versailles, il nous est apparu que les variétés possédant une résistance réelle, *Heurtebise, Yga, Magdalena* ne sont jamais fortement attaquées quel que soit le biotype de rouille jaune présent.

SUMMARY

Note on the reaction of wheat varieties to stripe rust (Puccinia glumarum) during the years 1954, 1955 and 1957.

During the year 1957, a new physiologic race of stripe rust has probably appeared in France, mainly in the northern région.

This new race attacks severely the variety *Heine VII* and slightly the varieties *Cappelle-Desprez* and *Vilmorin 27*.

The reaction of the differential varieties : *Yga, Vilmorin 27, Vilmorin 23, Ile-de-France, Heurtebise, Cappelle-Desprez, Bellevue, Blé d'Avril Artois,* (and of other foreign varieties) is not still very clear and must be examined again in the seedling and adult stage and in natural or artificial conditions.

Some varieties, having a high degree of resistance, as *Heurtebise, Yga, Magdalena,* are never severely damaged at Versailles, whatever the biotype of rust may be.

Сортовое соотношение пшениц к желтой ржавчине за годы 1954, 1955 и 1957.

М. СИМОН и Л. КРУАЗЬЕ.

РЕЗЮМЕ

Начиная с 1957, кажется, что, действительно особый био-тип желтой ржавчины основался во Франции, введенный, вероятно с Северной зоны. Он сильно поражает « Heine VII » и слабо сорта группы « Cappelle-Desprez », « Vilmorin 27 ».

Поведение сортов-определителей как « Yga », « Vilmorin 27 », « Vilmorin 23 », « Ile de France », « Heurtebise », « Cappelle-Desprez », « Bellevue », « Blé d'Avril », « Artois » и прочих, указываемых иностранными авторами, должно быть снова разсматриваемо во всех стадиях развития, как в теплице, так и в поле.

В Версале, мы констатировали, что сорта, действительно устойчивые « Heurtebise », « Yga », « Magdalena » никогда сильно не поражаются, какой-бы ни был био-тип желтой ржавчины.

ZUSAMMENFASSUNG

Uber das Verhalten der Weizensorten gegenüber dem gelben Rost in den Jahren 1954, 1955 und 1957.

Seit 1957 scheint sich, in Frankreich, einen neuen Biotyp von gelbem Rost, wahrscheinlich aus der Nordzone stammend, vermehrt zu haben. Heine VII wird davon stark befallen, die Sorten der Gruppe Cappelle-Desprez, Vilmorin 27 nur schwach. Daher muss das Verhalten der Testsorten wie Yga,

Vilmorin 27, Vimorin 23, Ile-de-France, Heurtebise, Cappelle-Desprez, Bellevue, Blé d'Avril, Artois und anderen, von ausländischen Verfassern empfohlenen Sorten, neu geprüft werden und zwar an sämtlichen Entwickelungsstadien, im Gewächshaus oder im Freiland.

In Versailles wurde beobachtet dass Sorten mit wirklicher Resistenz, wie Heurtebise, Yga und Magdalena von keinem gelben Rost Biotyp ernst befallen werden.

Imprimerie Bussière à Saint-Amand (Cher), France. — 20-11-1959.

Dépôt légal : 4e trimestre 1959 *N° d'impression : 536*

LA CLASSIFICATION DES ORGES CULTIVÉES
(*Hordeum Sativum* JESSEN)
(Essai de mise au point et de coordination des principales classifications).

et

NOUVELLES VARIÉTÉS D'ORGE

PAR

Georges GRILLOT

PLAN DU MÉMOIRE

I. — **Généralités.**
- A. — Définition des orges cultivées : *Hordeum sativum* JESSEN.
- B. — Nécessité d'une classification.

II. — **Les classifications antérieures.**
- A. — Bases des classifications.
- B. — Revue critique des classifications.

III. — **Essai de mise au point générale et de coordination des principales classifications (sous-espèces, variétés et sous-variétés linnéennes).**
- A. — Objectifs.
- B. — Limites et principes.
- C. — Système proposé.
- D. — Liste nominative des variétés et sous-variétés.
- E. — Index alphabétique des variétés et sous-variétés.
- F. — Annexe 1 : Désignations latines éliminées de la liste ou non retenues, et liste alphabétique des synonymes.
- G. — Annexe 2 : Liste nominative des formes sauvages de la Section *Cerealia* ANDS du genre *Hordeum* L.

IV. — Création de nouvelles variétés (à Rabat).

A. — Objet de leur création et résultat obtenu.

B. — Origines des variétés obtenues.

C. — Observations :

a) les caractères des nouveautés ;
b) les orges mutiques ;
c) les orges submutiques ;
d) les croisements intersubspécifiques ;
e) les curiosités obtenues ;
f) l'étude génétique des croisements effectués ;
g) l'intérêt agricole des formes nouvelles.

V. — Commentaires.

a) les difficultés de la classification ;
b) l'efficacité du système proposé ;
c) les orges à épis rigides ;
d) la forme et la taille des grains ;
e) la formation naturelle des variétés ;
f) la distinction artificielle des variétés hybrides ;
g) unité de l'espèce *Hordeum sativum* JESSEN.

VI. — **Conclusion.**

Remerciements.

Résumé.

Références bibliographiques.

I. — GÉNÉRALITÉS

A. — DÉFINITION DES ORGES CULTIVÉES
Hordeum sativum JESSEN.

Les orges appartiennent au genre *Hordeum* de la grande famille des graminées, tribu des hordées.

La tribu des *hordées* est caractérisée (21, 49) par son inflorescence en épi linéaire non ramifié (sauf exceptions) et par ses épillets à deux glumes, épillets qui sont directement fixés sur les nœuds de l'axe, ou rachis, de l'épi et disposés alternativement sur deux rangées verticales opposées d'étages constitués par des excavations ou des petites dents du rachis, à raison d'une rangée d'étages sur chacune des deux faces de l'épi.

A chaque étage on trouve (21, 49) soit un épillet solitaire dans les genres *Lolium* L, *Secale* L, *Triticum* L, *Aegilops* L, *Haynaldia* SCHUR., *Agropyrum* L., *Lepturus* L. et *Psilurus* TRIN, soit plusieurs épillets, biflores chez *Elymus* L, monoflores chez *Hordeum* L.

Le genre *Hordeum* L. est caractérisé, dans son ensemble et sauf exceptions (51), par la présence sur chaque étage du rachis de l'épi de trois épillets mono-

flores juxtaposés, soit un épillet médian fertile et sessile flanqué de part et d'autre d'un épillet latéral qui est, suivant les formes, fertile et, sauf exceptions (5, 12), sessile, ou bien stérile et pédonculé.

Le genre *Hordeum* fut tout d'abord divisé en 1837, par KOCH, en deux sections (2) : *sativa* et *murina*, celle-ci ayant tous ses épillets barbus (la barbe est la longue arête qui prolonge la glumelle externe ou inférieure de l'épillet), qu'ils soient fertiles ou stériles, tandis que chez *sativa* (orges cultivées), seuls les épillets fertiles sont barbus (mais on connaît maintenant des orges dont tous les épillets, fertiles et stériles, sont mutiques).

Puis DÖLL (2), en 1843, partage également le genre *Hordeum* en deux sections qu'il appelle, en 1857, l'une « *crithe* » correspondant aux orges cultivées, l'autre « *hordeastrum* » correspondant aux orges sauvages, celle-ci ne comprenant aucune forme à épillets latéraux fertiles et étant caractérisée par ses épis à rachis fragile (c'est-à-dire cassant à maturité) et ses épillets, fertiles ou non, toujours barbus.

Mais en 1852, ANDERSSON (2) avait déjà respectivement appelé ces deux sections *cerealia* et *campestria*.

En 1934, NEVSKI a divisé le genre *Hordeum* en quatre sections sans toutefois modifier la section *crithe* DÖLL (alias *cerealia* ANDS).

D'après ABERG (2), ces quatre sections sont les suivantes :

1. *stenotachys* NEVSKI,

2. *campestria* ANDS. (alias *hordeastrum* DÖLL, désignation conservée par NEVSKI),

3. *bulbohordeum* NEVSKI,

4. *cerealia* ANDS. (alias *crithe* DÖLL, désignation également conservée par NEVSKI).

Les sections 1 et 3 sont constituées de formes vivaces dont le rachis de l'épi est fragile. En outre, dans la section 3, les tiges sont bulbeuses à leur base.

Par contre, les sections 2 et 4 sont constituées de formes annuelles mais, dans la section *campestria*, le fruit est étroit, il n'y a jamais de fleurs latérales complètes, donc d'épillets latéraux fertiles, et tous les épillets, fertiles ou non, sont barbus, tandis que, dans la section *cerealia*, le fruit, selon HOLMBERG cité par ABERG (2), est gros et épais, il y a des formes à épillets latéraux fertiles, et les épillets stériles sont mutiques.

Seule la section *cerealia* nous intéresse ici, en raison d'ailleurs du seul caractère qui lui soit vraiment propre et qu'on ne retrouve dans aucune des trois autres sections : la grosseur de ses fruits.

Compte tenu des connaissances acquises depuis la création de la section *cerealia* par DÖLL et ANDERSSON, il convient en définitive, pour les formes à ranger dans cette section, de se référer à la diagnose générale suivante (2) :

Hordeum, section *cerealia* Ands. : plantes annuelles à épis linéaires, plus ou moins larges, à rachis fragile ou solide (suivant les formes), à fleurs hermaphrodites, ou mâles ou asexuées (suivant les formes et suivant leur place dans l'épi), à glumes étroites ou larges prolongées par une arête ; la glumelle externe des fleurs hermaphrodites est généralement prolongée par une barbe plus ou moins longue ou par un appendice en forme de capuchon, mais elle est parfois mutique ; celle des fleurs incomplètes (mâles ou asexuées) est mutique (sans barbe ni capuchon). Le poids des 1 000 grains est de 20 à 45 grammes. La garniture chromosomique (26, 64) des cellules somatiques est $2n = 14$ [1].

Mais au sein du genre *Hordeum*, que faut-il entendre par « *orges cultivées* », expression dont la définition paraît pourtant tomber aisément sous le sens?

Il faut d'abord préciser que cette appellation désigne les formes qui sont cultivées (et aussi, par extension, celles qui pourraient l'être), pour produire et récolter du grain [2] utilisable soit sous formes de grain et de farine pour la nourriture humaine ou animale, soit comme boisson sous forme de bière après maltage.

Il ne peut donc s'agir que d'orges à grosses graines farineuses qui toutes appartiennent de ce fait à la section *cerealia* Ands, laquelle, on l'a vu, comporte des formes dont l'épi est à rachis solide et d'autres dont l'épi est à rachis fragile.

Mais, chez les orges à rachis fragile, cassant à maturité, cette fragilité est telle qu'elle constitue un vice rédhibitoire pour leur culture quand il s'agit de récolter du grain.

En fait, les formes de la section *cerealia* Ands. dont le rachis est fragile ne sont pas cultivées.

Les formes vraiment cultivées ou cultivables sont à rachis solide.

Mais surgit une nouvelle difficulté qui provient de l'existence de très nombreuses formes à gros grains et à rachis solide qui ne sont pratiquement pas cultivées.

Ces formes ne manquent d'ailleurs pas d'intérêt pour le généticien qui a l'espoir d'y reconnaître et sélectionner des lignées intéressantes ou d'y discerner des caractères ou aptitudes utiles et d'y trouver par conséquent des géniteurs pour ses hybridations.

Au surplus, elles sont cultivables du fait qu'elles ont des grains volumineux et des épis à rachis solide. Si beaucoup d'entre elles sont délaissées par les agriculteurs, c'est parce qu'ils ne les connaissent pas ou parce qu'ils disposent déjà de formes plus productives ou de meilleure qualité.

Il faut donc entendre ici, conventionnellement, par orges cultivées, non seulement toutes les formes qui sont vraiment cultivées, mais encore toutes celles qui sont ou seraient cultivables (pour la production de grain),

(1) Sauf exption, car on a signalé (6) des formes tétraploïdes à 2n = 28.
(2) Ces formes peuvent évidemment être coupées en vert et utilisées comme fourrages.

c'est-à-dire, en définitive, les orges à gros grains et dont le rachis de l'épi n'est pas cassant à maturité.

On verra plus loin que toutes ces formes sont maintenant, et le plus souvent, groupées dans une espèce unique : *Hordeum sativum* JESSEN, qui comprend un nombre important de formes diverses qu'il faut étudier avec ordre, qu'il faut donc classer, ce qui constitue l'objet du présent mémoire, lequel ne concerne, en principe, que les orges cultivées telles qu'on vient de les définir.

Toutefois, la parenté (1, 2, 3, 60) de ces formes avec les formes sauvages à rachis fragile (de la section *cerealia* ANDS) apparaît telle qu'il est bien difficile d'exclure complètement celles-ci de nos préoccupations (1). On reviendra plus loin sur ce point.

B. — NÉCESSITÉ D'UNE CLASSIFICATION

Dès le début de nos travaux au Maroc, qui se sont poursuivis pendant plus de trente-cinq ans, nous est apparue la nécessité d'une classification claire, précise et complète des orges dites cultivées.

En effet, l'orge, sous forme d'escourgeon (*H. pallidum* SER.) (2), occupe en général chaque année dans ce pays plus de deux millions d'hectares. C'est de beaucoup l'espèce cultivée qui y couvre l'aire la plus considérable. En raison de l'intérêt primordial de sa culture, cette céréale prit donc tout de suite une place importante dans les travaux d'amélioration entrepris à Rabat dès 1921.

Nonobstant quelques rares formes *hexastichum* L. s. s. et *parallelum* KÖRN, dont la culture semble d'ailleurs avoir à présent disparu, et aussi la présence, en voie de disparition, de pieds rares et disséminés

(1) Cette parenté est attestée par des ressemblances et homologies de formes, et par les possibilités de croisements entre formes sauvages et orges dites cultivées ; elle se manifeste aussi, semble-t-il, par la fragilité relative, plus ou moins accusée, du rachis chez les hybrides entre géniteurs cultivés à rachis solide (37).

(2) WERNER (67) a placé les orges « tétrastiques » du sud de l'Europe et du nord de l'Afrique dans la variété *H. coerulescens* SER. caractérisée par ses grains vêtus, grisâtres, tandis que *H. pallidum* KÖRN. a des grains de couleur jaune pâle.

Or, d'une part KÖRNICKE (39) déclare qu'il est pratiquement impossible de discerner avec certitude *H. cœrulescens* SER. de *H. pallidum* SER. d'après la seule couleur du grain, et d'autre part, nous savons à présent, de longue expérience (46) que les orges tétrastiques du Maroc portent toutes, à maturité des épis de couleur jaune, donc « *pallidum* » SER. Leurs glumelles sont toujours claires et recouvrent un caryopse également clair, mais blond ou bien grisâtre ou verdâtre, suivant les lignées. Quand le caryopse est grisâtre ou verdâtre, la couleur apparente du grain vêtu, donc de la glumelle, est parfois, bien que restant jaune et claire, un peu grisâtre et terne, mais il est pratiquement impossible, faute d'accentuation suffisante de cette teinte et de limite réelle avec les autres formes, de classer ces formes dans une variété différente de *H. pallidum* SER.

D'ailleurs, KÖRNICKE précise que le seul caractère vraiment différentiel de *H. coerulescens* SER. serait la longueur de ses grains (supérieure ou égale à 12 mm) tandis que *H. pallidum* SER. a des grains plus courts (8 à 11 mm). En ce cas, les orges du Maroc seraient toutes « *coerulescens* », mais ce terme est réellement impropre à cause de la couleur claire des grains et des épis. KÖRNICKE lui-même le récuse et considère les formes à grains longs, non comme « *coerulescens* SER », mais comme un « groupe de sortes » de *H. pallidum* SER. (39). PORTERES (57) confirme que « *pallidum* » est communément cultivée en Algérie ət au Maroc.

des variétés *H. latiglumatum* KÖRN. (1) et *coeleste* L., il apparut vite que l'orge du Maroc (*H. pallidum* SER.) constituait dans son ensemble une population botanique relativement homogène déjà sélectionnée au cours des siècles par l'élimination naturelle des génotypes imparfaitement aptes à supporter les dures conditions écologiques du pays.

Il convenait donc, pour tâcher de faire mieux, d'importer des orges étrangères afin d'étudier leur comportement, de les expérimenter comparativement entre elles ainsi qu'avec les formes marocaines, d'essayer d'en tirer des variétés supérieures aux formes déjà cultivées au Maroc, et aussi d'y trouver des géniteurs en vue de créer, par croisement entre elles ou avec les orges marocaines, des formes nouvelles et intéressantes.

C'est pourquoi fut progressivement constituée au Centre de Recherches Agronomiques de Rabat une collection importante comprenant plus de mille variétés qui ne se sont d'ailleurs pas révélées supérieures aux orges marocaines. Mais certaines de ces variétés ont servi à effectuer des croisements dont les descendances ont fourni de très nombreuses formes parmi lesquelles plus de 500, stabilisées, ont mérité d'être incorporées dans les collections de variétés du Centre, puis en furent éliminées en partie, cependant que d'autres formes sont encore à l'étude et que l'une d'entre elles, un escourgeon à barbes lisses dit « Barlis » (immatriculé à Rabat sous le n° 628), a pu être recommandée aux agriculteurs et inscrite sur la liste des variétés sélectionnées, pouvant être soumises au contrôle technique de la production de leurs semences (32), cette liste correspondant à un registre des variétés sélectionnées.

Or, la constitution méthodique, l'examen, l'étude, le contrôle, le maniement et l'utilisation efficace d'une importante collection, ainsi que la détermination et l'appréciation des nouvelles formes hybrides, sont obligatoirement basés sur la connaissance précise du matériel végétal et sur l'expression exacte de cette connaissance. De telles bases ne sont solides que si l'on adopte et emploie une classification botanique (31) méthodique, aussi complète que possible, et qui doit rester claire, simple et pratique afin de permettre :

1° La reconnaissance et la détermination faciles et rapides des variétés déjà signalées par les auteurs.

(1) *H. latiglumatum* KÖRN. est une variété polystique à glumes larges et à grains vêtus. Elle a été trouvée au Maroc sous une forme à glumes aussi larges que les glumelles inférieures, et portant une aussi longue barbe que celles-ci. Cette forme extrême de *H. latiglumatum* KÖRN. a été décrite par E. MIEGE sous l'appellation *H. macroglumis* (48). Elle ne constituait, en réalité, dans les champs de céréales du Maroc, qu'une impureté considérée par les paysans autochtones, qui l'appellent « *Châïr ennebi* », comme un signe favorable pour les cultures où on en trouvait un ou quelques pieds. *Châïr ennebi* signifie « orge du Prophète », ce qui peut prêter à confusion parce que l'on désigne sous le même nom, dans les pays orientaux du Bassin Méditerranéen, les orges à grains nus (48).

Cette similitude de nom provient vraisemblablement d'une confusion initiale de la part des agriculteurs entre les glumelles libres (non adhérentes au caryopse et par conséquent libérées au moment du dépiquage) des orges nues et les glumes de *H. macroglumis* E. M., qui ont même taille et même aspect que les glumelles inférieures, lesquelles ne sont pas libres à maturité, mais sont soudées aux caryopses.

2° L'incorporation dans la classification existante, et sans avoir à bouleverser celle-ci, des formes nouvellement trouvées ou créées.

Cette classification doit être complète et régulièrement tenue à jour parce qu'il est toujours gênant et inquiétant de ne pouvoir identifier une forme donnée faute de la trouver mentionnée dans la classification qu'on utilise, classification qu'il faut parfois transformer pour pouvoir y incorporer la forme étudiée considérée comme une nouveauté, peut-être à tort s'il ne s'agit que d'une omission de la classification dont on dispose.

Il est désirable aussi qu'elle soit claire, non seulement dans sa conception, mais aussi dans sa présentation, parce que la clarté est toujours désirable et aussi parce que, lorsqu'il s'agit de plantes cultivées, les chercheurs et les techniciens appelés à en faire usage ne sont pas toujours rompus à suivre aisément le fil conducteur des flores et de leurs clés.

Enfin, elle doit être simple parce que ces spécialistes eux-mêmes, chargés d'examiner des centaines et parfois des milliers de formes diverses, sont par là même contraints de se faire aider par des auxiliaires dépourvus à l'origine de formation technique, mais néanmoins capables d'exécuter consciencieusement les travaux qui leur sont demandés, à condition que ceux-ci soient élémentaires et se prêtent à l'acquisition rapide de la routine grâce à laquelle ce personnel devient utilisable (29). Il n'est d'ailleurs pas question de rendre celui-ci capable de se servir de la classification dans son ensemble. Ce qu'il faut, c'est faciliter, pour l'agent responsable, la répartition des tâches élémentaires entre ces auxiliaires et l'organisation du travail de l'équipe qu'ils constituent.

Mais une classification complète qui permettrait d'aboutir directement aux jordanons constituerait dans le cas des orges une machine si lourde qu'elle serait d'usage difficile ou impraticable.

Il apparaît donc préférable de la scinder en plusieurs instruments à fins plus limitées et d'utilisation successive, soit par exemple :

1° Une classification botanique générale permettant de déterminer d'après leur morphologie générale, les espèces, sous-espèces, variétés et sous-variétés botaniques, au sens linnéen des termes ; c'est de cette classification que traite le présent mémoire.

2° Un système permettant au sein de chaque variété ou sous-variété linnéenne et par l'utilisation de caractères considérés comme secondaires parce que fins, de séparer, décrire, classer, identifier, contrôler les cultivars et jordanons (1) définis par leur morphologie détaillée.

Il s'agit là d'un second problème qu'on peut résoudre par l'emploi des méthodes de diagnose préconisées par divers auteurs, notamment

(1) L'orge peut être, en dépit d'hybridations naturelles fréquentes (50), considérée comme autogame ; les cultivars y sont donc des lignées pures dont il convient cependant de surveiller le maintien de la pureté.

par E. MIEGE assisté de M. DUFRESSE et G. GRILLOT (46) au Maroc en 1924, P. BERGAL et L. FRIEDBERG (14) en France en 1940, ABERG et WIEBE (6, 7) en Amérique en 1946 et 1948, J. C. LINDEMANN (43) en Hollande en 1947, L. M. VILLENA (65) en Espagne en 1955, P. DIEUDONNÉ et A. MOES (27) en Belgique en 1956.

Il est bien évident, cependant, que les distinctions entre variétés linnéennes, sous-variétés et jordanons restent toujours assez arbitraires, conventionnelles, variables suivant les auteurs et leurs conceptions.

Il convient enfin d'ajouter que l'attention des sélectionneurs doit obligatoirement se porter aussi, sinon surtout, sur les caractères végétatifs et physiologiques des lignées, sur leurs aptitudes biologiques, écologiques et agronomiques, car c'est de ces considérations que découle réellement la valeur agricole des variétés et des lignées, donc des cultivars, dont la connaissance, l'identification, le contrôle et la conservation nécessitent cependant que leur détermination botanique soit exacte et précise.

II. — LES CLASSIFICATIONS ANTÉRIEURES

A. — LES BASES DES CLASSIFICATIONS

De nombreux auteurs se sont préoccupés, dans le passé, de la classification botanique des orges cultivées. A l'exception de l'agronome OLIVIER de SERRES qui, au XVIe siècle, distinguait les formes cultivées d'après leur saison de végétation (36), et de BAKHTEYEV dont il est question ci-après, tous ont basé leurs systèmes respectifs sur les caractères morphologiques des inflorescences, autrement dit des épis et des épillets, de sorte que les différences entre les classifications successives résultent avant tout de la connaissance de formes nouvelles progressivement acquise au cours des temps, et elles portent surtout sur le rang accordé à chacun des caractères utilisés.

Toutefois, WIGGANS en 1921 (68), puis ABERG et WIEBE en 1946 (6) ont tenu compte aussi des caractères végétatifs et biologiques des différentes formes, mais c'était pour aboutir à la description des cultivars. Quant à BAKHTEYEV, il a construit en 1948 une classification révolutionnaire (11) en classant les orges d'après leurs origines (évolution, géographie, écologie, histoire), leurs caractères biologiques et l'aspect morphologique des différentes parties de la plante.

Mais la classification de WIGGANS et celle d'ABERG et WIEBE dépassent l'objet du présent mémoire ; celle de BAKHTEYEV répond, semble-t-il, à d'autres préoccupations.

On en revient donc aux caractères de l'inflorescence, qu'il paraît utile de rappeler.

Comme il a déjà été dit, l'épi d'orge comprend deux faces, chacune formée de trois rangs verticaux d'épillets superposés, soit, en tout, six rangs d'épillets. A l'exception des épillets latéraux stériles (le plus souvent réduits à une glume) des orges dites « *déficientes* » dont il sera question plus loin, chaque épillet est composé de deux glumes et d'une fleur accompagnée d'un axe ou baguette (ou rachillet), de deux glumelles et de deux glumellules ou lodicules. La fleur proprement dite, quand elle est complète et normale, comprend trois étamines et un ovaire uni-carpellé et uni-ovulé, avec deux styles, mais, chez les orges dont l'épi n'a que deux rangs d'épillets fertiles, les fleurs des épillets latéraux sont, suivant les formes, soit seulement staminées et stériles (parce que jamais femelles), soit absentes.

On compte sur l'épi six rangs verticaux d'épillets fertiles (soit, à maturité, six rangs de grains), ou bien deux rangs fertiles (donc, à maturité, deux rangs de grains) opposés (c'est-à-dire le rang médian de chaque face) et quatre rangs stériles (rangs latéraux). Mais il existe aussi (4) des formes dont les épillets latéraux sont, sur un même épi et sur un même rang, les uns fertiles, les autres stériles. (Voir plus loin : *Hordeum irregulare* ABERG et WIEBE.)

Les deux glumes de chaque épillet sont sensiblement égales (1), étroites et aristées, ou bien larges et ovolancéolées, et reproduisant toutes deux, dans les cas extrêmes de développement maximum, les dimensions et l'aspect de la glumelle inférieure de l'épillet ; leur arête peut alors devenir une véritable barbe, identique à celle de la glumelle inférieure (48). Les glumes sont blanches quand les glumelles sont claires, noires quand les glumelles sont noires.

La glumelle inférieure des épillets fertiles est habituellement (chez les orges cultivées en Europe tout au moins) prolongée à son extrémité par une longue barbe généralement épineuse, mais dans certaines formes, à la place de la barbe, on trouve un appendice en forme de capuchon flanqué à sa base de deux expansions latérales respectivement situées de part et d'autre du capuchon, d'où la qualification de « trifurquées » donnée aux variétés pourvues de cet appendice.

Dans certains cas, la glumelle inférieure est mutique.

La glumelle supérieure, ou paléole, ne porte pas de barbe ni de capuchon. Elle n'est d'ailleurs pas utilisée par les systématiciens et, dans tout ce qui suit à propos de la forme des glumelles, c'est-à-dire de la nature de leurs appendices (orges barbues, trifurquées, ou mutiques), il ne s'agira que de la glumelle inférieure des épillets fertiles.

CLEMENCET a cependant signalé une forme d'orge, non dénommée, caractérisée par le remplacement de la paléole par deux organes (24).

Les deux glumelles peuvent, à maturité de l'épi, être adhérentes au

(1) Sauf chez les formes « *heterolepis* » (voir plus loin).

caryopse (orges vêtues) ou libres, c'est-à-dire non adhérentes au caryopse (orges nues).

La couleur des épis, autrement dit celle des glumelles, claire, c'est-à-dire blanche (ou plus souvent d'un jaune plus ou moins clair ou foncé), ou bien noire, intervient aussi dans presque toutes les classifications botaniques. Celle des caryopses a été négligée, du moins chez les orges vêtues, parce qu'elle n'est facile à observer que chez les orges nues, où elle est en général la même que celle des glumelles.

Les glumelles des épillets stériles sont généralement mutiques. De même que les organes sexuels, elles sont absentes chez certaines formes d'orges à deux rangs dites « *déficientes* » (3, 39).

Enfin certains caractères, tels que ceux de la baguette du grain et ceux des lodicules sont, en pratique, davantage utilisables pour la diagnose des jordanons et sont très précieux pour le contrôle des cultivars.

Le rachis de l'épi est plus ou moins souple ou rigide. Il est en outre, et très généralement, simple. On ne connaît que quelques variétés (ou sous-variétés) à épis composés, qui sont plutôt des curiosités (39), et quelques exemples d'apparition d'épis ramifiés, considérés comme des monstruosités (51), chez des variétés à rachis habituellement non ramifié.

Les nœuds du rachis, qui supportent les étages superposés d'épillets, sont, suivant les variétés, plus ou moins rapprochés les uns des autres en fonction de la dimension des entre-nœuds ; il y a donc (3, 39) des formes à épis lâches, d'autres à épis denses, d'autres enfin à épis très denses.

B. — REVUE CRITIQUE DES CLASSIFICATIONS

(2, 3, 10, 11, 13, 15, 16, 34, 36, 39, 40, 45, 56, 66, 68).

Théophraste, au IVe siècle avant Jésus-Christ, basait déjà sa classification des orges sur la fertilité ou la stérilité des épillets latéraux. Il connaissait aussi les orges noires. Galien y ajouta, six cents ans plus tard, l'adhérence ou la non-adhérence des glumelles au caryopse mûr.

Mais Columelle, se basant sur les mêmes caractères, avait déjà mentionné au Ier siècle après Jésus-Christ trois types d'orges : hexastique, distique et nue.

Ruel, au XVIe siècle, fit intervenir la nature des appendices des glumelles pour distinguer *Hordeum cantherinum*.

Des Moulins, en 1625, sépare les orges en deux espèces, *polystichon* et *pomole*, d'après la fertilité ou la stérilité des rangs latéraux, et s'attache aussi à la couleur des grains.

Garidel, en 1725, est fidèle à la conception de Des Moulins pour distinguer les espèces *polystichum* (ou *hordy*) et *distichum* (ou *paumoule*).

Linné, en 1755, dresse une classification des espèces basée sur la fertilité ou la stérilité des épillets latéraux, la densité de l'épi, et il utilise

aussi l'adhérence ou la liberté des glumelles. Sa classification est la suivante :

Tous épillets fertiles :

Epis denses — *Hordeum hexastichon* L.
Epis lâches — *Hordeum vulgare* L.
Epis lâches à grains nus — *H. vulgare* L. var. *coeleste* L.

Epillets médians seuls fertiles :

Epis denses — *Hordeum zeocriton* L.
Epis lâches — *Hordeum distichon* L.
Epis lâches à grains nus — *H. distichon* L. var. *nudum* L.

Cette classification est un excellent modèle, mais elle est devenue beaucoup trop sommaire. Il faut retenir que LINNÉ fut le premier systématicien qui utilisa la densité de l'épi, caractère dont la valeur est combattue par des auteurs contemporains (12, 34), mais dont il est maintenant bien difficile de se passer sans apporter du trouble et de la confusion dans l'appellation des variétés antérieurement dotées d'une désignation latine. D'ailleurs, ce caractère est des plus frappants, et ses fluctuations ne sont pas telles qu'elles puissent en interdire l'usage pour la diagnose des variétés. Il a évidemment l'inconvénient d'être « quantitatif » et « continu », de sorte que les limites entre les différentes catégories créées d'après ses différents degrés d'intensité sont conventionnelles, ce qui confère un caractère assez artificiel à ces catégories et par suite, aux variétés qui en font partie.

Mais en fait, l'aspect continu des variations n'est pas, en l'occurrence, spécial à ce caractère ; d'autres le présentent aussi, tels la largeur des glumes, la dimension des barbes et leur rugosité, la couleur des glumelles dans une certaine mesure, et même, comme on le verra plus loin, la fertilité des épillets latéraux.

On le trouverait également chez les caractères des autres parties de la plante si l'on faisait appel à ceux-ci, et plus encore, probablement, chez les caractères physiologiques et biologiques.

Aucune classification ne serait donc possible si l'on éliminait, en systématique, l'utilisation des caractères « continus ». Il faut donc se résigner à leur emploi qui se traduit par la création de « classes » aux limites plus ou moins conventionnelles, ce qui d'ailleurs est tout à fait compatible avec le caractère plus ou moins artificiel de toute classification.

Leur véritable inconvénient pratique le plus sérieux réside dans la difficulté de situer les formes qui se trouvent à la limite de deux classes avec des fluctuations qui peuvent conduire les systématiciens à des diagnoses différentes, quoique voisines. Mais cet inconvénient n'est pas limité à la densité des épis.

Lamarck a ramené la classification à deux espèces, soit :

Orges à six rangs : *Hordeum vulgare* Lam., avec *H. hexastichum* L. comme sous-espèce.

et

Orges à deux rangs : *Hordeum distichum* Lam. avec *H. zeocrithum* L. comme sous-espèce,

Buchoz en 1775, ensuite Bosc, puis Schübler en 1818 et Metzger en 1824 se servirent aussi de la fertilité ou de la stérilité des épillets latéraux et de la densité des épis. Schübler divise ainsi *H. distichum* L. en *erectum* Schübl. à épis denses à port érigé, et *nutans* Schübl. à épis lâches.

Persoon en 1805 avait adopté le système de Linné, mais il employait l'expression *H. sativum* Persoon à la place de *H. vulgare* L.

Seringe, en 1841 reprit le système de Linné, et Döll en 1843 groupa toutes les orges à six rangs sous l'appellation *H. polystichum* Döll, en fait synonyme à l'époque de *H. vulgare* Lam, mais dont l'emploi évite toute confusion avec *H. vulgare* L. dont le sens est plus ou moins élargi suivant les auteurs qui l'ont employé.

Jessen, en 1855, fut le premier auteur qui considéra toutes les orges cultivées comme appartenant à une seule et même espèce : *Hordeum sativum* Jessen (non Persoon). Cette conception fut ensuite reprise par Körnicke (39) et admise par Voss (66), Atterberg (10), Beaven (15, 16) et Mansfeld (45), bien qu'elle ait été abandonnée par Jessen lui-même en 1863 (2).

Heuzé (36) en 1872 retint le degré de fertilité des épillets latéraux, la densité des épis, la nature des appendices des glumelles, ainsi que l'adhérence ou la non adhérence de celles-ci au caryopse mûr.

Körnicke, en 1885, a construit une importante classification (39) qu'il compléta d'ailleurs en 1895 (40). Son système est basé sur le nombre apparent de rangs fertiles, la présence ou l'absence de barbes, la solidité ou la fragilité du rachis de l'épi, l'aspect et la densité de l'épi, l'adhérence ou la liberté des glumelles, la forme des glumes et celles des glumelles (nature de leurs appendices), la couleur de l'épi, les caractères des barbes, la forme, les dimensions et la couleur des grains. Il estime, comme Jessen, que toutes les variétés d'orges cultivées appartiennent à une seule espèce qu'il appelle *Hordeum vulgare* L. s. l. et qu'il divise en quatre sous-espèces qu'il répartit en deux groupes, soit :

I. — Le groupe *Hordeum polystichum* Döll dont tous les épillets sont fructifères ;

II. — La sous-espèce *Hordeum distichum* L., qui correspond ici en réalité à *H. distichum* Lam., orges à deux rangs, dont seuls les épillets centraux sont fructifères.

Il partage *H. polystichum* Döll en deux sous-groupes, soit :

1° Un sous-groupe caractérisé par tous ses épillets barbus et qui comprend deux sous-espèces :

a) *H. hexastichum* L., orges à six rangs, ces six rangs étant chacun formé d'épillets uniques superposés.

b) *H. tetrastichum* Körn., orges à quatre rangs, ces quatre rangs étant disposés en croix et inégaux, soit deux rangs opposés formés chacun de la superposition d'épillets uniques et deux rangs également opposés formés par la superposition d'épillets doubles.

2° Une sous-espèce dont les épillets médians (ou centraux) sont seuls barbus : *H. intermedium* Körn., dont l'existence et l'appellation apparaissent pour la première fois dans la classification des orges.

L'expression « *tetrastichum* », et encore plus sa traduction « *orges à quatre rangs* », sont fâcheuses parce qu'elles laissent à penser qu'il n'y a que quatre rangs fertiles sur l'épi, soit deux rangs sur chacune de ses deux faces, c'est-à-dire deux épillets fertiles par étage.

Or, il résulte des diagnoses de Körnicke lui-même (39) que chacun des deux rangs formés d'épillets doubles est en réalité constitué par l'imbrication des grains de deux rangs latéraux opposés, à raison d'un rang de chaque face. C'est la faible densité de l'épi qui permet aux grains de ces rangs opposés de se chevaucher alternativement, sur le côté de l'épi.

Mais il s'agit là d'un cas extrême de faible densité de l'épi que nous n'avons personnellement rencontré que très rarement, et il paraît assez surprenant que Körnicke ait pu généraliser au point de donner l'appellation « *tetrastichum* » dans le sens de « quatre rangs » à un très vaste groupe de formes. Cette désignation, botaniquement synonyme de *H. vulgare* L., paraît cependant à conserver parce qu'elle évite toutes les confusions auxquelles prête à présent l'expression *H. vulgare* dont le sens est plus ou moins large suivant les auteurs et les classifications.

Pour éviter toute erreur d'interprétation, il serait préférable d'adopter une traduction libre et de dire que « *tetrastichum* » désigne en réalité les orges dont l'épi, à 6 *rangs fertiles*, est à section « *quadrangulaire* » (donc à 4 angles et non à 4 rangs), tandis que cette section est *hexagonale* chez les orges à épi très compact (*H. hexastichum* L. ou *H. pyramidatum* Körn). Le qualificatif « *quadrangulaire* » ou « *rectangulaire* » paraît préférable à celui de « *carrée* » pour éviter de nouvelles confusions parce que c'est chez certaines formes d'orges polystiques à épis denses (*H. parallelum* Körn., classée par Körnicke au sein de *H. hexastichum* L.) que la section de l'épi apparaît souvent le plus nettement carrée.

Puis Körnicke a divisé (39) chacune de ses sous-espèces en variétés qu'il a distinguées :

a) Chez *H. hexastichum* L., d'après l'adhérence ou la liberté des glumelles (orges vêtues et orges nues), la forme des glumes (étroites ou

bien larges et ovolancéolées), la couleur des épis, c'est-à-dire des glumelles, la dimension des barbes, la forme générale de l'épi (pyramidal ou à bords parallèles), y compris sa densité.

b) Chez *H. tetrastichum* KÖRN., d'après l'adhérence ou la liberté des glumelles, l'aspect de l'épi, simple ou composé (40), la nature des appendices des glumelles, la forme des glumes (40), la couleur des épis, les caractères des barbes et la couleur des caryopses.

c) Chez *H. intermedium* KÖRN., d'après les appendices des glumelles, la densité des épis et l'adhérence ou la liberté des glumelles.

d) Chez *H. distichum* L. (ou plutôt LAM.), d'après la solidité ou la fragilité du rachis (ce qui lui a permis d'incorporer dans *H. distichum* L. la forme sauvage *H. spontaneum* KOCH ; ainsi rattache-t-il les formes cultivées à une forme sauvage et fait-il figurer celle-ci dans la même espèce que les orges cultivées), l'aspect de l'épi, simple ou composé, puis, chez les formes à épi « normal » barbu, l'adhérence ou la liberté des glumelles, la forme, la densité et la couleur des épis, et, chez les formes à épi « anormal », les appendices des glumelles, l'adhérence ou la liberté de celles-ci, le degré d'atrophie des fleurs latérales, la forme des glumes et la couleur des épis.

Dans le cadre de cette classification assez compliquée, KÖRNICKE a d'abord reconnu 45 variétés (39) en 1885, puis 74 en 1895 (40) et WERNER (67) a décrit plus de cent sortes (ou cultivars) qui diffèrent par leur morphologie et leurs aptitudes écologiques.

La classification de KÖRNICKE, très complète pour l'époque et faisant intervenir de nombreux caractères, est la première qui donna une vue d'ensemble et en même temps détaillée des formes cultivées du genre *Hordeum* L. La plupart des systématiciens qui suivirent l'adoptèrent, ou bien la transformèrent pour l'adapter aux connaissances nouvelles, et, en réalité, la conservèrent. Le souci de n'omettre aucune des formes alors connues semble avoir amené KÖRNICKE à employer avec une certaine souplesse les caractères taxonomiques à l'importance desquels, suivant les sous-espèces et les variétés, il n'attribue pas toujours le même rang.

Il manque donc à ce système une certaine unité de méthode, défaut très largement compensé d'ailleurs par l'ampleur du travail et la précision des descriptions.

A la même époque, c'est-à-dire en 1885, VOSS (66) publie aussi une classification des orges qui, moins complète que celle de KÖRNICKE, relève d'une méthode plus sûre et plus suivie, basée sur le degré de fertilité des fleurs latérales, la densité de l'épi, l'égalité ou l'inégalité des grains entre eux, l'adhérence ou la liberté des glumelles et leur forme, la forme des glumes, et la couleur des épis. L'auteur, qui range toutes les

variétés cultivées dans la seule espèce *Hordeum sativum* JESSEN, les répartit entre trois sous-espèces :

polystichon DÖLL. à toutes fleurs fertiles (six rangs fertiles),

distichon L. à fleurs centrales seules fertiles et fleurs latérales staminées,

deficiens STEUD. à fleurs centrales seules fertiles et fleurs latérales entièrement atrophiées.

C'est la première fois, semble-t-il, que la forme « *deficiens* » décrite, d'après KÖRNICKE (39), par STEUDEL en 1842 et aussi, la même année, d'après HARLAN (34), par SERINGE sous l'appellation *H. abyssinicum*, puis incorporée par KÖRNICKE (39) dans *H. distichum* L. prend, avec VOSS (66), rang de sous-espèce.

Puis VOSS partage *H. polystichon* DÖLL en quatre variétés, soit :

hexastichon L. à épis denses et pyramidaux,

parallelum KÖRN., à épis denses à bords parallèles,

inaequale VOSS, à six rangs fertiles inégaux, synonyme de *H. tetrastichum* KÖRN. (et non de *H. intermedium* KÖRN.)

coeleste L., à grains nus.

Chacune des trois premières variétés est à son tour subdivisée d'après la couleur du grain, c'est-à-dire des glumelles, en deux sous-variétés *album* et *nigrum*, la quatrième en trois sous-variétés, l'une à épi dense et dressé, l'autre à épi lâche, la troisième avec des glumelles trifurquées.

La sous-espèce *distichon* L. est divisée en trois variétés : *zéocriton* L. à épi dense et de profil triangulaire (orge éventail), *erectum* SCHÜBL. à épi dressé, dense, à bords parallèles, et *nutans* à épis lâches, chacune étant subdivisée en deux sous-variétés : *album* et *nigrum*.

Enfin la sous-espèce *deficiens* STEUD. est partagée en quatre variétés : *densum* VOSS à épis denses, *laxum* VOSS à épis lâches, *platylepis* VOSS à glumes larges, et *macrolepis* A. BR. à glumes larges et longues.

DE NEERGARD (2, 10) en 1889, puis BOLIN en 1891 (2), utilisèrent le degré de fertilité des épillets latéraux, la forme et la couleur des grains, la densité des épis et s'attachèrent à la détermination d'*espèces élémentaires* d'après les caractères des grains et de leur baguette. Leur classification, dite de Svalöf, est surtout susceptible de rendre des services dans l'identification des semences, la reconnaissance des jordanons et le contrôle des cultivars.

ATTERBERG, de 1889 à 1899, a publié de nombreux travaux sur la classification des orges et notamment en 1899 une étude intitulée « *Die Varietäten und Formen der Gerste* » dans laquelle (10) il se départit des systèmes déjà établis et où il n'use que de 33 termes pour décrire et désigner 188 formes en se basant sur la présence ou l'absence des barbes, la forme des glumelles et celle des glumes, l'adhérence ou la liberté des

glumelles et leur couleur, le degré de fertilité des fleurs latérales et la densité des épis.

Il suivit JESSEN en plaçant toutes les orges cultivées dans une même espèce : *Hordeum sativum* JESSEN, qu'il divise en quatre sous-espèces :

1° *H. sativum commune,* dont les épillets médians sont barbus et dont les glumes sont étroites.

2° *H. sativum macrolepis,* dont les épillets médians sont barbus et dont les glumes sont larges.

3° *H. sativum furcatum,* dont les épillets médians sont à capuchon et dont les glumes sont étroites.

4° *H. sativum inerme,* dont les épillets médians sont mutiques (sans barbe ni capuchon).

(Il vaudrait mieux, à l'heure actuelle, parler d'épillets « fertiles » plutôt que « médians. »)

Dans chacune des sous-espèces, il distingue quatre groupes de variétés :

Album à grains vêtus et clairs, c'est-à-dire à glumelles claires et adhérentes au caryopse.

Nigrum à grains vêtus et noirs, c'est-à-dire à glumelles noires adhérentes au caryopse.

Nudum, à grains nus et glumelles claires non adhérentes au caryopse.

Nigronudum à grains nus, et glumelles noires non adhérentes au caryopse.

Puis il reconnaît dans chacun de ces groupes les variétés suivantes, d'après le degré de fertilité des épillets latéraux :

H. polystichum DÖLL, à 6 rangs d'épillets barbus (ou, par extension, trifurqués, voire mutiques) et fructifères.

H. muticum ATTERB, à épillets latéraux mutiques, fructifères ou non, mais les glumelles des épillets non fructifères étant larges.

H. distichum LAM, à 2 rangs d'épillets fructifères, les épillets latéraux étant mutiques et non fructifères avec des glumelles étroites, courtes et linéaires.

H. deficiens STEUD., à 2 rangs d'épillets fructifères, les épillets latéraux étant atrophiés, avec de petites glumes, et dépourvus de glumelles.

H. muticum ATTERB. comprend les orges à 6 rangs du type *Intermedium* KÖRN. et les orges à deux rangs qui, d'après l'auteur, sont proches des orges à six rangs et caractérisées par leurs épillets latéraux à glumelles élargies, allongées, aiguës, ces épillets étant parfois fructifères.

A ces quatre variétés ATTERBERG a ajouté *H. rostratum* ATTERB. dont les épillets latéraux, fructifères ou non, portent de courtes barbes.

On peut dire que *H. muticum* ATTERB. et *H. rostratum* ATTERB. correspondent dans leur ensemble à *H. intermedium* KÖRN., mais avec un sens plus élargi, que nous avons personnellement adopté (voir plus loin).

Puis ATTERBERG a divisé chacune des variétés ci-dessus en trois sous-variétés, d'après la densité et la forme des épis, soit :

a) *hexastichum* L., *parallelum* KÖRN. et *vulgare* L. chez *polystichum* DÖLL, *rostratum* ATTERB. et *muticum* ATTERB.

b) *zeocrithum* L., *erectum* SCHÜBL. et *nutans* SCHÜBL chez *distichum* LAM. et *deficiens* STEUD.

La classification d'ATTERBERG apparaît très complète et très souple. Toutefois, elle présente un inconvénient sérieux à cause de la division initiale de toutes les orges cultivées en quatre grandes sous-espèces dont chacune est définie par le caractère particulièrement frappant d'un de ses organes, mais non par les divers allèles d'un même caractère, ce qui peut créer des difficultés quasi insolubles.

Dans quelle sous-espèce classera-t-on par exemple des variétés, inconnues à l'époque d'ATTERBERG, à glumes larges (*macrolepis*) et à glumelles trifurquées (*furcatum*) ou bien à glumes larges (*macrolepis*) et glumelles mutiques (*inerme*) ?

Son système a néanmoins pour avantage de mettre immédiatement à part les types peu répandus et ceux qu'on peut considérer comme monstrueux. En outre, l'auteur a eu le souci de réduire le nombre de termes désignant les différentes formes, en répétant les mêmes désignations à l'intérieur de chaque groupe, chaque particularité utilisée étant définie par un mot latin. Par exemple, l'escourgeon noir à grains nus, *H. duplinigrum* de KÖRNICKE, devient *H. commune nigronudum polystichum vulgare* ATTERB.

L'emboîtement des termes ainsi obtenu est comparable à celui qu'on trouve en chimie organique pour la désignation des composés. Il a pour effet heureux, une fois le sens de chaque terme bien connu, de réaliser, par le simple énoncé des noms d'une forme, la description de celle-ci en une véritable formule morphologique. ATTERBERG avait ainsi réduit à 33 vocables le nombre de termes nécessaires pour désigner 188 variétés ; c'était, à son avis, un gros avantage sur lequel on peut partager, au moins théoriquement, sa manière de voir. Malheureusement, l'imprécision de langage de beaucoup d'observateurs ne permet pas la vulgarisation d'une telle méthode, pourtant excellente, mais qui, incomplètement pratiquée, ne peut aboutir qu'à de multiples confusions et se révèle ainsi moins satisfaisante que celle de KÖRNICKE.

La classification de BEAVEN (15, 16), dressée en 1902 et reprise sans modification en 1950, est très documentée, mais ses diagnoses variétales sont souvent insuffisantes. Il établit d'abord des degrés dans la fertilité des épillets ; il se base aussi sur la densité des épis, l'adhérence ou la liberté des glumelles, la forme des glumelles et celle des glumes, la ramification de l'épi, la couleur des épis et celle des caryopses, et les caractères des barbes.

Il range toutes les orges cultivées dans une seule espèce *Hordeum sativum* PERSOON, qui apparaît ici synonyme de *H. sativum* JESSEN (1) et qu'il divise en quatre groupes de sous-espèces, soit :

1° Un groupe caractérisé par des épis à six rangs également fertiles et comprenant deux sous-espèces : *H. hexastichum* L. à épis larges et denses et *H. vulgare* L. (*H. tetrastichum* KÖRN.) à épis étroits et lâches, les formes « *parallelum* » étant incluses dans *H. hexastichum* L.

2° *H. intermedium* KÖRN. à six rangs fertiles, mais dont les rangées latérales sont moins développées et sont mutiques, et qui comprend deux sous-espèces : *transiens* KÖRN. à épis larges et denses, et *haxtoni* KÖRN. à épis étroits et lâches.

3° Un groupe caractérisé par des épis à deux rangs médians fertiles, les quatre rangs latéraux étant stériles et staminés, et qui comprend deux sous-espèces : *H. zeocrithum* L. à épi large et dense, et *H. distichum* L. à épi étroit et lâche, les formes « *erectum* SCHÜBL. étant incluses dans *H. zeocrithum* L., ce qui maintient un parallélisme logique avec l'inclusion de « *parallelum* » dans *hexastichum*.

4° *H. decipiens* STEUD. (2) à deux rangs médians fertiles, les rangs latéraux étant formés d'épillets dépourvus d'organes floraux.

Puis, d'après les caractères précédemment mentionnés, il décrit dans le cadre de cette classification quarante variétés dites naturelles et soixante-quinze variétés hybrides. La plupart de ces dernières portent l'indicatif K. H. et lui furent envoyées par Karl HANSEN, de Lingby (Danemark) ; leur description variétale n'est malheureusement pas toujours suffisante pour qu'on puisse les situer avec certitude dans la classification générale proposée plus loin.

En 1916, CARLETON propose une classification basée sur le degré de fertilité des épillets latéraux et la densité des épis (68).

Puis HARLAN (34) en 1918 construit une classification très claire et très pratique en utilisant le degré de fertilité des épillets latéraux, l'adhérence ou la liberté des glumelles, leur forme et leur couleur.

Il distingue trois sections : *vulgare, intermedium* et *distichon*, les deux premières correspondant chacune à une espèce, la dernière étant divisée en deux espèces. Il reconnaît donc quatre espèces correspondant aux quatre sous-espèces de BEAVEN, et qu'il appelle : *vulgare* L., *intermedium* KÖRN., *distichon* L., et *deficiens* STEUD. Puis il divise chaque espèce en deux sous-espèces, l'une vêtue, l'autre nue, partagées chacune en deux groupes, le premier à glumelles barbues ou mutiques, le second

(1) PERSOON fut le premier auteur à employer l'appellation *H. sativum* (34) mais seulement comme synonyme de *H. vulgare* L., alors que BEAVEN lui donne le sens beaucoup plus large qui lui fut conféré par JESSEN.

(2) D'après HARLAN, le terme « *decipiens* » serait antérieur à « *deficiens* », lequel tiendrait son origine d'une copie erronée du mot *decipiens*. Toutefois, à l'usage, « *deficiens* » a prévalu et a supplanté « *decipiens* », auquel BEAVEN est reté fidèle, cependant que STEUDEL lui-même employait le terme « *deficiens* » en 1854 (34).

avec des glumelles à capuchon, chacun de ces deux groupes étant subdivisé en deux variétés, l'une à grains blancs (blancs, bleus ou pourpres), l'autre à grains noirs.

Il obtient ainsi 32 variétés botaniques, mais la densité des épis, caractère généralement considéré comme important par les auteurs plus anciens, n'est pas utilisée, si ce n'est comme un caractère secondaire servant à la diagnose des sous-variétés.

R. G. WIGGANS (68) en 1921, classe les variétés agricoles d'après :

1° La fragilité ou la solidité du rachis, ce qui lui permet d'isoler tout de suite *H. spontaneum* KOCH des autres orges, et le degré de fertilité des épillets latéraux, à l'aide duquel il distingue, comme HARLAN, les quatre espèces : *vulgare, intermedium, distichon* et *deficiens*.

2° La présence ou l'absence de barbes, l'adhérence et la forme des glumelles, la couleur et la densité des épis, les caractères de la baguette et des barbes, le port de la plante jeune et la nature des espèces élémentaires.

3° Le port de l'épi, les caractères végétatifs, la forme des glumes, les caractères des grains, du feuillage, de la tige, les ramifications de l'épi et la productivité.

L'abondance des caractères utilisés montre le souci qu'a eu l'auteur d'établir une classification très complète ; le but poursuivi, qui était de classer les variétés agricoles et par conséquent de faciliter leur détermination, a provoqué quelques perturbations dans l'importance relative habituellement accordée aux différents caractères taxonomiques.

Ce système est excellent pour l'identification d'un certain nombre de variétés et de sortes, mais il est, d'un point de vue général, difficilement utilisable, parce que l'auteur n'a pas nettement distingué les espèces et les variétés botaniques telles qu'elles sont définies par les autres auteurs.

ARCHER (8) en 1922, établit une classification d'après la fertilité des épillets, la densité des épis, l'adhérence des glumelles, la présence ou l'absence de barbes, la forme des glumelles, la couleur de l'épi, les caractères de la baguette.

SIM (62) adopte en 1929 le système de HARLAN.

ORLOV en 1924 et 1931 range (55, 56) toutes les orges, y compris les formes sauvages à rachis fragile, dans la seule espèce *H. sativum* JESSEN et adopte la classification générale suivante (tableau I).

Chacun des principaux types est subdivisé ensuite en variétés d'après l'adhérence ou la liberté des glumelles, la nature et les caractères de leurs appendices (barbes ou capuchons) et la forme des glumes.

Dans sa classification de 1936 (3), la fragilité ou la solidité du rachis de l'épi, et l'adhérence ou la liberté des glumelles, passent avant la densité des épis.

On remarque dans le tableau I le parallélisme parfait des séries

homologues des principales formes « *vulgare* » L. s. l. et « *distichum* » L. s. l. Par contre la suppression de *Intermedium* KÖRN. proprement dit, en tant que groupe essentiel, s'avère, pratiquement, gênante. ORLOV fait cependant état dans ses travaux (3, 55, 56) de *H. intermedium* VAV. et ORL., mais en quelque sorte secondairement et ce qu'il appelle ainsi paraît englober *H. intermedium* KÖRN. et aussi, sinon surtout, l'espèce décrite ultérieurement par ABERG sous la désignation *H. irregulare* ABERG et WIEBE (4).

TABLEAU I

(*Classification de Orlov*).

Unités systématiques	Principaux types (d'après le nombre "D" d'entre-nœuds sur 4 cm de rachis)		
	I Epis lâches $D \leqslant 14$	II Épis denses $14 < D \leqslant 19$	III Épis très denses $19 < D$
1 — Orges à plusieurs rangs : ssp. *vulgare* L. s. l.	pallidum	parallelum	pyramidatum
2 — Orges à deux rangs : ssp. *distichum* L. s. l.			
A — groupe *nutantes* R. REGEL	nutans	erectum	zeocrithum
B — groupe *déficientes* R. REGEL	deficiens	africanum	zeocrithideficiens
3 — Orges *intermedium* VAV. & ORL. (non KÖRN.)			

ABERG, en 1940, fait intervenir (2) la fragilité du rachis, ainsi que la dormance des semences pour séparer les formes sauvages, à rachis fragile et germination retardée, des formes cultivées à rachis solide. Mais les orges cultivées d'Afrique du Nord (*H. pallidum* SER.) ont également des semences qui restent dormantes pendant plusieurs mois après la récolte (30, 47), de sorte que la fragilité du rachis reste le véritable critère de séparation des formes sauvages et des formes cultivées, encore que, par hybridation, même entre formes cultivées à rachis solide, on puisse obtenir, notamment chez les hétérozygotes (par exemple en F1) des formes à rachis plus ou moins fragile (37), comme nous avons pu le constater fréquemment.

ABERG souligne par ailleurs les relations phylogénétiques entre formes sauvages et formes cultivées (voir tableau IV), et notamment celles de *H. vulgare* LAM. avec *H. agriocrithon* ABERG, dont la parenté a été ensuite contestée par BAKHTEYEV (5, 12).

Dès 1946, ABERG et WIEBE reconnaissaient (6), non plus quatre espèces comme l'avait fait HARLAN, mais trois, soit :

1° *Hordeum vulgare* LAM. apparemment synonyme ici de *H. polystichon* DÖLL, qu'ils divisaient en :

a) formes typiques à six rangs ;

b) groupe « *intermedium* » KÖRN. s. l.

2° *Hordeum distichon* LAM, qui comprend deux groupes :

a) formes typiques à deux rangs ;

b) formes « *deficiens* ».

3° *Hordeum irregulare* ABERG et WIEBE (4), orges d'Abyssinie dont certains épillets latéraux sont stériles, réduits au type « *deficiens* » et irrégulièrement distribués le long du rachis de l'épi, cependant que, sur le même épi et sur le même rang, les autres épillets latéraux sont fertiles et normalement développés, tous les épillets centraux étant bien entendu fertiles.

On voit que les deux premières espèces, avec chacune ses deux groupes respectifs, correspondent aux quatre espèces de HARLAN tout en faisant ressortir l'homologie des groupes entre les espèces.

La véritable addition est *H. irregulare* ABERG et WIEBE, aperçue, semble-t-il, par KÖRNICKE (1) et classée comme *H. intermedium* VAV. et ORL. par ORLOV (3), ce qui crée avec *H. intermedium* KÖRN. une homonymie d'autant plus fâcheuse que les variétés « *intermedium* » KÖRN. ont un aspect réellement intermédiaire entre *vulgare* LAM. et *distichon* L. s. l., tandis que les variétés « *irregulare* » ABERG et WIEBE, présentent celui d'une mosaïque entre deux variétés, l'une *vulgare* LAM., l'autre *deficientes* R. REG., mais sans aucun caractère « intermédiaire ».

MANSFELD, en 1950, est fidèle (45) à la subdivision de *H. sativum* JESSEN qu'il préfère appeler *H. vulgare* L. s. l. en quatre groupes (convar) : *hexastichon* ALEF., *intermedium* KÖRN., *distichon* ALEF. et *deficiens* STEUD., groupes entre lesquels se répartissent 192 variétés, distinguées d'après l'aspect des épis (simples ou composés), l'adhérence ou la liberté des glumelles, la densité des épis et la largeur des glumes, les appendices des glumelles et la longueur des barbes, la couleur des glumelles, etc.

Il ajoute ensuite un cinquième groupe : *H. labile* SCHIEM., synonyme de *H. irregulare* ABERG et WIEBE.

ALVAREZ (9), en 1952, a repris la classification de MANSFELD en y apportant quelques corrections.

On rappellera enfin que la nucléocytologie n'a été jusqu'à présent d'aucun secours pour la classification des orges cultivées parce que, chez toutes celles-ci, la garniture chromosomique (2, 26) des cellules somatiques est $2n = 14$, et parce que « les caryotypes des diverses lignées et variétés sont trop semblables pour présenter un intérêt systématique » (64).

A côté de toutes les classifications précitées qui se suivent, se complètent, s'enchaînent, se chevauchent, se recroisent, et se contrarient parfois, mais se ressemblent et se laisseront assez facilement coordonner, il convient d'en signaler deux autres qui se distinguent, l'une,

(1) On lit dans KÖRNICKE F. (39), page 141 : « Eine anzahl Exemplare, von W. SCHIMPER in Abessinien gesammelt, hatte nämlich teils unfruchtbare, teils fruchtbare Seitenährchen ».

celle de BERGAL, par le rang primordial accordé à un caractère taxonomique fin et nouveau, l'autre, celle de BAKHTEYEV, par ses bases très différentes.

BERGAL (13), en 1949, tout en conservant jusqu'à nouvel ordre la priorité du caractère : « degré de fertilité » des épillets latéraux, partage chacune des deux sous-espèces *distichum* LAM. et *vulgare* LAM. en deux sections définies par la dimension et l'aspect des lodicules, soit :

a) *latisquamosae*, à grandes lodicules (variétés non cléistogames) ;

b) *parvisquamosae*, à petites lodicules (variétés cléistogames).

Son système peut être schématisé comme il suit (tableau II).

TABLEAU II

(*Classification de Bergal*).

(L = épis lâches ; *d* = épis denses ; D = épis très denses).

	H. Vulgare LAM.			*H. Distichum* LAM.		
	L	d	D	L	d	D
Latisquamosae	*pallidum* SER.		*pseudo-pyramidatum* BERG.	*nutans* SCHÜBL.	*compactum* BERG.	*zeocompactum* BERG.
Parvisquamosae		*parallelum* F. ÖRN.	*pyramidatum* KÖRN.	*pseudonutans* BERG.	*erectum* SCHÜBL.	*zeocritum* L.

Il n'y a, d'après l'auteur, aucun terme de passage entre « *lati* » et « *parvisquamosae* », ce qui confère, écrit-il, au caractère utilisé une valeur taxonomique bien supérieure à celle de la densité des épis à laquelle il fait ensuite appel pour poursuivre sa classification qu'il complète, chez les distiques *nutans* SÜCHBL. et les polystiques *vulgare* LAM. en faisant intervenir les caractères suivants : souplesse ou rigidité de l'épi, pilosité du sillon des grains vêtus, et présence ou absence d'épines sur les barbes.

Il divise notamment, chez les *latisquamosae*, d'après le port de l'épi, le type *pallidum* SER. (qu'il serait préférable d'appeler *H. tetrastichum* KÖRN. au sens plus large) *en pallidum* BERG. à épi long, et *hexarigidum* BER., à épi court et dressé, et le type *nutans* (SCHUBL.) BERG. en *eu-nutans* BERG. à épi arqué, *pseudo-rigidum* BERG. à épi long, demi-compact et dressé, et *rigidum* BERG. à épi court, dressé et raide.

Les caractères des lodicules et des grains nous paraissent, théoriquement à tort peut-être, mais pratiquement tout au moins, davantage utilisables pour la diagnose des jordanons plutôt que pour celle des linnéons.

Il est regrettable cependant, pour le but que nous poursuivons ici, que cette classification ne couvre pas l'ensemble des orges cultivées.

L'intervention du qualificatif « *rigidum* » est à retenir parce qu'il

correspond, notamment chez les orges à deux rangs, à un caractère très visible de certaines formes du Bassin méditerranéen dont l'aspect dressé de leur épi fait, au premier abord, hésiter à les classer dans les formes « *nutans* », en dépit de la densité relativement faible de l'épi.

Le qualificatif « *rigidum* » Vav. a d'ailleurs été utilisé dès 1924 par Orlov (55), dans le schéma qu'il a donné des groupes « écologiques » de *H. sativum* Jessen.

A cette époque, Orlov classait déjà systématiquement les orges en trois sous-espèces :

A) *H. distichum* L., au sens de Lamarck, et comprenant *H. deficientes* R. Regel et *H. nutantes* R. Regel.

B) *H. vulgare* L. au sens de Lamarck.

C) *H. intermedium* Vav. et Orl. comprenant des *intermedium pallidum* et des *intermedium deficiens*, ce qui paraît bien identifier cette sous-espèce avec *H. irregulare* Aberg et Wiebe, décrite plus tard.

Mais, en outre, il partageait alors les orges en deux groupes écologiques :

A — *rigidum* Vav., plantes basses et précoces à épis grossiers, glumelles et barbes grossières, de battage difficile, rencontrées en Arabie,

B — *medium* Orl., plantes hautes, demi-précoces ou demi-tardives, à épis et barbes souples, de battage facile, rencontrées en Abyssinie,

et en trois groupes géographiques (ou types écologiques), soit :

A — *arabicum* Orl., plantes basses, très précoces, résistantes à la sécheresse, à feuilles longues et étroites, ligules courtes et rayées, paille courte et fine, grain large et lourd,

B — *abyssinicum* Orl., plantes hautes, demi-tardives, très feuillues, paille moyenne,

C — *indicum* Orl., plantes moyennes, peu feuillues, avec des feuilles de dimensions (longueur et largeur) moyennes, grain moyen.

Puis en 1931 il faisait intervenir (56) les caractères morphologiques et physiologiques pour attribuer à *H. sativum* Jessen deux centres d'origine et de dispersion distincts :

1° Abyssinie et Erythrée, dont les types, restés confinés à ces régions, n'auraient pas participé à l'expansion et à la différenciation des orges dans le monde,

2° Chine et Japon, qui seraient à l'origine de toutes les orges croissant en Europe, Afrique du Nord, U. R. S. S. et Amérique, et parmi lesquelles l'auteur distinguait les deux groupes écologiques *rigidum* Vav. et *medium* Orl., et dix types géographiques.

Le groupe *rigidum* s'étendrait sur toute l'Asie (notamment en Asie Centrale et Extrême-Orient), sauf l'Asie Mineure, et le groupe *medium*, concentré à l'origine en Asie Mineure, aurait, d'après l'auteur, donné naissance à toutes les orges de printemps (?) cultivées en Europe méridionale et dans tout le Nouveau Monde, cependant qu'on trouve au

TABLEAU I

Principaux caractères taxonomiques utilisés, suivant les auteurs, pour la classification botanique des orges cultivées.

LINNÉ 1755 LAMARCK 1778	HEUZÉ 1872	KÖRNICKE 1885 et 1895	VOSS 1885	ATTERBERG 1899	BEAVEN 1902	HARLAN 1918	ORLOV 1931-1936	BERGAL 1949	MANSFELD 1950	GRILLOT 1959
Fertilité des épillets.	Fertilité des épillets.	Fertilité des épillets.	Fertilité des épillets.	Présence ou absence de barbes.	Fertilité des épillets.	Fertilité des épillets.	Fertilité des épillets.	Fertilité des épillets.	Fertilité des épillets.	Développement des épillets.
Densité des épis	Densité des épis.	Présence ou absence de barbes.	Densité et forme des épis.	Forme des glumes	Adhérence des glumelles.	Adhérence des glumelles.	Solidité ou fragilité du rachis.	Dimensions et caractères des lodicules.	Adhérence des glumelles.	Densité des épis.
Adhérence des glumelles	Appendices des glumelles.	Caractère du rachis.	Adhérence et couleur des glumelles	Appendices des glumelles.	Densité et forme des épis.	Appendices des glumelles.	Adhérence des glumelles.	Densité des épis.	Densité des épis.	Forme des glumes.
	Adhérence des glumelles.	Adhérence et appendices des glumelles.	Appendices des glumelles.	Couleur des glumelles.	Couleur et appendices des glumelles.	Couleur des glumelles.	Densité des épis.	Caractères du rachis.	Forme des glumes.	Appendices des glumelles.
		Forme des glumes.	Forme des glumes.	Adhérence des glumelles.	Forme des glumes.		Forme des glumes.	Pilosité du sillon du grain et de la baguette.	Caractères du rachis.	Adhérence des glumelles.
		Couleur, forme et densité de l'épi.		Fertilité des épillets	Caractères du rachis		Appendices des glumelles.	Caractères des barbes.	Appendices des glumelles.	Couleur des glumelles.
		Caractères des barbes.		Densité des épis.	Couleur des caryopes.		Couleur des glumelles.		Couleur des glumelles.	
		Couleur des caryopes.							Caractères des barbes.	

N. B. : — Par « fertilité des épillets », il faut comprendre : fertilité et degré de développement des épillets latéraux.
— Par « adhérence des glumelles », il faut comprendre : « adhérence ou liberté » des glumelles, c'est-à-dire : orges vêtues (glumelles adhérentes au caryope mûr) et orges nues (glumelles libres, c'est-à-dire non soudées au caryopse mûr).
— Les termes « appendices des glumelles » (ou encore, dans le texte : forme des glumelles) correspondent à la présence de barbes (plus ou moins développées) ou de capuchons trifurqués, ou bien à l'absence d'appendices (ni barbes ni capuchons).
— On emploie ici, pour éviter toute confusion, l'expression « couleur des glumelles » pour traduire ce que les auteurs appelé « couleur des grains » (du fait que la plupart des orges cultivées sont vêtues) ou couleur des épis, celle-ci résultant de la couleur des grains, c'est-à-dire de leurs enveloppes (ou glumelles).
— Dans les classifications de KÖRNICKE et de BEAVEN, l'ordre de subordination des caractères utilisés, n'est pas constant ; il peut différer suivant les sous-espèces, déterminées elles-mêmes par le degré de développement des épillets latéraux.

nord du Vieux Monde le sous-groupe « *tenerum* » issu de l'Asie Centrale.

On voit que ORLOV, qui utilise les caractères physiologiques et morphologiques de la plante entière pour distinguer des groupes écologiques et géographiques, ne les fait pas intervenir dans la classification systématique.

Par contre en 1948, BAKHTEYEV (11) a, comme nous l'avons déjà signalé, proposé une nouvelle classification des orges cultivées en partant du principe que les classifications antérieures, basées sur quelques caractéristiques de l'épi, sont tout à fait inadéquates, même pour ce qui concerne l'apparence extérieure des différentes orges examinées en dehors de leurs caractéristiques biologiques, agronomiques et autres.

D'après lui, les critères adoptés doivent, non seulement être morphologiques, mais aussi se référer à l'origine des différentes orges (évolution, géographie, écologie, histoire).

Il a ainsi créé trois espèces :

I. — *Hordeum euroasiaticum* VAV. et BAKHT. subdivisée en trois sous-espèces :

a) *antasiaticum* BAKHT. ;

b) *mediterraneum* BAKHT. ;

c) *medioasiaticum* BAKHT.

II. — *Hordeum sinojaponicum* VAV. et BAKHT.

III. — *Hordeum aethiopicum* VAV. et BAKHT.

Ces espèces et sous-espèces sont à leur tour divisées en *proles* et *subproles* (groupes agro-écologiques) dont les caractères distinctifs sont : le type de vie, la saison de végétation, les réactions à la température et à la durée du jour, le port de la plante, son habitat, les caractères des tiges, des feuilles et des grains, la résistance aux maladies et aux insectes.

Cette synthèse tend à établir les bases écologiques et géographiques de la phylogénèse et de la sélection des orges, mais elle est certainement plus un essai de mise au point de la phylogénèse des orges et d'appréciation des lignées qu'un instrument pratique de classement des linnéons.

Le tableau III permet de comparer les rangs accordés aux caractères taxonomiques par les principaux auteurs — à l'exception de BAKHTEYEV — y compris nous-même pour la classification générale que nous proposons plus loin et que nous utilisons en fait (31) depuis plus de vingt ans (sauf en ce qui concerne *H. irregulare* ABERG et WIEBE dont nous n'avons pu tenir compte qu'après avoir eu connaissance des travaux plus récents de ABERG, encore que nous ayons auparavant reçu une orge d'Éthiopie dont l'aspect singulier nous embarrassait fort jusqu'au jour où nous pûmes la classer *H. irregulare* ABERG et WIEBG).

Il convient, semble-t-il, pour terminer ce chapitre, de rappeler,

comme l'a fait ABERG (2), que les systématiciens qui ont classé les orges peuvent être rassemblés en deux groupes respectivement constitués par :

1° Ceux dont la classification exclut les orges à rachis fragile.

2° Ceux qui incorporent ces formes (*H. spontaneum* C. KOCH, puis *H. agriocrithon* E. ABERG) dans leur système.

Au premier groupe appartiennent notamment LINNÉ, LAMARCK, PERSOON, SCHÜBLER qui établirent leurs systèmes avant que KOCH ait signalé *H. spontaneum*, mais aussi DÖLL, JESSEN, ATTERBERG, BEAVEN, HARLAN et MANSFELD. Au second appartiennent : KÖRNICKE, VOSS, CARLETON, WIGGANS, NEVSKI, ORLOV et ABERG.

On peut également partager les systématiciens en deux autres groupes respectivement constitués par :

1° ceux qui répartissent les orges cultivées entre plusieurs espèces ; on y trouve notamment LINNÉ, LAMARCK, HARLAN et ABERG ;

2° ceux qui considèrent que toutes les orges cultivées sont de la même espèce : *Hordeum sativum* JESSEN, tels JESSEN, KÖRNICKE, VOSS, ATTERBERG, ORLOV, MANSFELD, ce qui, pour ceux qui ont incorporé les orges à rachis fragile dans leur classification, par exemple KÖRNICKE et ORLOV, conduit implicitement à la synonymie de *Hordeum sativum* JESSEN et de *Hordeum* L. section *cerealia* ANDS.

Mais que les principaux groupes de formes qui constituent l'ensemble des orges dites cultivées soient considérés par les uns comme des espèces de la section *cerealia* ANDS, et par d'autres comme des sous-espèces de l'espèce *H. sativum* JESSEN, ne constitue pas un différend sérieux ni une véritable difficulté, tout au moins pour l'ordre à mettre dans la classification des orges.

Le véritable différend provient en réalité de l'ordre de subordination des caractères : fertilité ou stérilité des épillets latéraux et fragilité ou solidité du rachis de l'épi.

Si le caractère « fertilité ou stérilité » des épillets latéraux vient en premier rang, c'est au sein de chaque espèce (au sens de HARLAN) ou sous-espèce (au sens de ORLOV) qu'il convient de distinguer les formes à rachis fragile des formes à rachis solide.

C'est le choix qu'ont fait, par exemple, KÖRNICKE, puis ORLOV.

Par contre, si le caractère « fragilité ou solidité du rachis » est utilisé en premier lieu, on sépare dès l'abord les orges cultivées des orges sauvages. C'est le choix qu'ont fait implicitement les botanistes qui ont laissé les formes à rachis fragile hors de leurs classifications, en particulier HARLAN, mais c'est aussi celui qu'a fait ABERG qui a incorporé les orges à rachis fragile dans son système, en reconnaissant (2) en 1940 dans la section *cerealia* ANDS. (voir tableau IV) cinq espèces, soit deux espèces sauvages à rachis fragile, l'une polystique (*H. agriocrithon* ABERG), l'autre distique (*H. spontaneum* KOCH.), et trois espèces cultivées à

rachis solide, l'une polystique *H. vulgare* Lam., la seconde distique *H. distichon* Lam. et la troisième intermédiaire *H. intermedium* (Körn) Carleton, qui paraît correspondre à *H. intermedium* Vav. et Orl. Mais en 1945, Aberg (4) a rendu à *intermedium* le sens de Körnicke et en a fait une sous-espèce de *H. vulgare* Lam., cependant qu'il érigeait *H. irregulare* Aberg et Wiebe en espèce (à rachis solide).

Certes, si l'on se réfère aux parentés apparentes de *H. distichon* Lam. avec *H. spontaneum* Koch et de *H. vulgare* Lam. avec *H. agriocrithon* Aberg, et aux considérations phylogénétiques développées par Aberg (1, 2), on peut conclure à la priorité du caractère « fertilité des épillets ». La complication ainsi apportée à la classification des orges par l'incorporation des orges sauvages n'est pas considérable (encore qu'on ne puisse plus lui conserver le titre de « classification des orges cultivées ») tant que l'on ne connaît qu'un nombre restreint de formes diverses à rachis fragile. Mais il n'en sera peut-être pas toujours ainsi, car l'inventaire de ces formes n'est vraisemblablement pas terminé.

Donc, si l'on veut s'en tenir, pour les orges dites cultivées, à un instrument d'utilisation aisée et rapide, il apparaît préférable, pour des raisons pratiques, de ne pas alourdir la classification et de laisser hors de celle-ci les orges sauvages à rachis fragile qui ne sont pas vraiment cultivées ni cultivables, et pour lesquelles il sera d'ailleurs certainement possible d'établir un jour, si besoin est, une classification systématique parallèle à celle des orges cultivées, les unes et les autres appartenant également à la section *cerealia* Ands.

III. — ESSAI DE MISE AU POINT GÉNÉRALE ET DE COORDINATION DES PRINCIPALES CLASSIFICATIONS

A. — OBJECTIFS

Après toutes les classifications successivement proposées, il peut paraître à la fois inutile et présomptueux d'en proposer une nouvelle.

Pourtant, c'est bien de l'existence même de ces multiples classifications qui, sauf exceptions (11, 13), se ressemblent et se recroisent sans être tout à fait identiques, que naissent la confusion et la difficulté pour celui qui veut classer sans erreur les formes qu'il observe ou étudie.

Il nous a par conséquent paru utile de chercher à élaborer un système ou plutôt une présentation qui clarifierait et faciliterait l'usage de ces classifications.

Plutôt qu'édifier une nouvelle classification, nous avons en effet voulu faire une récapitulation et une mise au point de la systématique des orges cultivées et par là-même construire un instrument de coor-

dination claire et d'utilisation rapide des systèmes et diagnoses antérieurement proposés par les principaux auteurs précités : LINNÉ, KÖRNICKE, VOSS, ATTERBERG, BEAVEN, ORLOV, ABERG, MANSFELD, à l'exception de la classification de BERGAL qui ne porte pas encore sur l'ensemble des orges cultivées et qu'il est difficile, en raison même de son originalité, de faire entrer avec les autres classifications dans un système à la fois général et simple de coordination, et de celle de BAKHTEYEV, conçue dans un esprit tout différent et qu'il est pratiquement impossible de relier aux autres.

Cet instrument, essentiellement pratique, a été conçu, répétons-le, dans le double but de pouvoir :

1° identifier facilement et rapidement les formes qui correspondent à des variétés déjà signalées et décrites.

2° incorporer aisément par la suite dans la classification existante, et sans avoir à bouleverser celle-ci, les variétés nouvellement trouvées ou créées.

On verra plus loin que nous nous sommes efforcé de vérifier la possibilité de telles incorporations.

A ces deux buts, nous avons ajouté comme objectif accessoire la possibilité de connaître rapidement, grâce à l'index alphabétique des variétés, la description de toute forme (variété ou sous-variété) déjà incorporée dans la classification et dont on connaît le nom.

Cet index permet en effet de situer aisément chaque forme dans le tableau VI (classification générale des variétés) et dans la liste nominative des variétés et sous-variétés, donc de retrouver, par ces deux documents (avec l'aide, le cas échéant, des indications contenues dans l'annexe 1, et notamment de la liste alphabétique des synonymes), la diagnose de la forme considérée.

Nous avons en effet ajouté deux annexes, l'une certainement incomplète, mais établie dans la mesure de nos moyens, et qui donne la liste des désignations latines non reprises dans notre système, qu'il s'agisse soit de synonymies, soit d'appellations non retenues pour diverses raisons, soit d'espèces, sous-espèces, variétés ou sous-variétés non reconnues comme telles par les auteurs plus récents, l'autre qui est la liste des formes sauvages de la section *cerealia* ANDS. et qui, ainsi que le tableau IV, indique leurs homologies apparentes avec les formes cultivées.

B. — LIMITES ET PRINCIPES

Certes, la classification des orges devrait en principe, et comme toutes les autres d'ailleurs, correspondre à la phylogénie du genre, des espèces et des variétés. Malheureusement, si la réalité de l'évolution ne fait plus aucun doute dans la plupart des esprits, elle ne repose cependant

encore que sur des hypothèses étayées par des observations de différentes natures : morphologiques et anatomiques, génétiques et cytologiques, physiologiques et biologiques, écologiques et géographiques.

Mais une classification est avant tout un moyen, un instrument pratique de travail, grâce auquel on doit pouvoir déterminer aisément et exactement les types rencontrés et, le cas échéant, classer facilement les espèces, variétés et formes nouvellement découvertes ou créées.

A défaut d'un arbre généalogique certain, on peut se contenter d'établir des groupes de formes voisines. Ce système n'indique pas l'origine phylogénétique certaine des espèces, sous-espèces et variétés, mais il satisfait au désir plus modeste de réunir des formes que nous avons lieu de supposer parentes en raison de leurs ressemblances, parce qu'il est bien permis de penser qu'en général plus les formes se ressemblent entre elles, et plus leur parenté est susceptible d'être étroite.

Pourtant l'espoir d'établir sans difficulté pareille classification ne peut pas être conservé pour les orges cultivées à cause du grand nombre de formes à présent connues ou existantes, nombre qui ne cesse de s'accroître du fait que les botanistes, généticiens et sélectionneurs ont découvert ou créé beaucoup de nouvelles formes souvent difficiles à incorporer dans les systèmes préexistants, ce qui a d'ailleurs provoqué l'établissement des classifications successivement proposées.

On a vu au chapitre précédent, que, progressivement, et en raison même de l'accroissement du nombre des variétés observées, les auteurs se sont efforcés de rendre la classification plus complète en même temps que plus méthodique. C'est également notre but et, pour l'atteindre ou tout au moins l'approcher, il a paru souhaitable de discerner d'abord, comme Orlov (3, 56), les principaux types d'orges cultivées, puis de faire choix, comme Voss (66) ou Harlan (34), d'une méthode unique applicable au classement de toutes les formes de ces principaux types, y compris l'incorporation ultérieure des formes nouvelles encore inexistantes, inconnues ou omises, mais souvent plus ou moins prévisibles en vertu de la loi des séries homologues de variations de Vavilov (63).

Mais pour mettre au point pareille méthode, il faut d'abord déterminer l'ordre d'importance des caractères taxonomiques à utiliser.

En raison du but pratique que nous poursuivions, la nature et l'ordre de subordination des caractères à adopter, sans déroger d'ailleurs à la rigueur scientifique nécessaire, nous ont paru devoir répondre aux exigences pragmatiques suivantes :

a) les caractères utilisés doivent être faciles à observer (29) ;

b) il faut les placer dans un ordre rationnel et pratique d'examen successif (29, 31), par exemple : aspect général de l'épi résultant de la fertilité de ses épillets et de sa densité, puis caractères des épillets en commençant par ceux des organes extérieurs, c'est-à-dire des glumes, et

en continuant par ceux des pièces suivantes, donc des glumelles, de telle manière que, si l'exécution des opérations d'examen des glumelles vient à provoquer la détérioration des glumes, celles-ci aient été préalablement examinées.

Nous avons donc retenu pour la diagnose des formes principales les caractères essentiels suivants :

1° Caractères généraux de l'inflorescence, soit :

a) le degré de développement des épillets latéraux. C'est sciemment que la notion du degré de développement des épillets latéraux a été formellement substituée à celle de leur « fertilité ». On en trouvera plus loin l'explication.

b) la densité de l'épi, suivant les normes de ORLOV (3, 56), qui n'est pas sans relation avec la forme et le port de l'épi.

2° Caractères des épillets, soit :

a) la forme et les dimensions des glumes ;

b) les caractéristiques des glumelles des épillets fertiles : appendice terminal de la glumelle inférieure, adhérence ou liberté des glumelles, couleur des glumelles.

Ensuite, pour la description et la définition des formes moins importantes et qui sont à considérer, à notre sens, comme des sous-variétés, nous avons tenu compte des caractères des caryopses (violets, verts, etc.), et des caractères considérés comme secondaires ou anormaux tels que certains caractères du rachis de l'épi (par exemple : rachis ramifié donnant un épi composé) et des barbes (courtes, lisses, etc.).

Nous n'avons pas retenu, pour la classification botanique s'arrêtant aux sous-variétés linnéennes inclusivement, les caractères qui déterminent les « espèces élémentaires » dites de Svalöf parce qu'il s'agit de caractères jordaniens qui, au surplus, n'ont peut-être pas chez certaines variétés (19) ou sous le climat du Maroc (52) la fixité qui leur est généralement reconnue.

De même avons-nous négligé volontairement les caractères des grains : *verum, falsum, spurium,* définis par ATTERBERG (10), caractères à notre sens jordaniens, qui d'ailleurs ne sont pas toujours nets et sont en général — mais pas toujours, ainsi que BERGAL (13) l'a montré — liés au degré de densité de l'épi.

Nous considérons aussi comme excellents pour la distinction et le contrôle des lignées et cultivars les caractères des grains et des lodicules définis par BERGAL (13, 14) et FRIEDBERG (14), mais sans pouvoir les retenir pour la classification, plus exactement pour la coordination des classifications des variétés et sous-variétés linnéennes parce que, à l'exception de BERGAL, aucun des systématiciens n'en a fait usage, et parce que la plupart des variétés linnéennes sont encore à examiner quant à ces caractères, et aussi parce que nous voulions édifier un sys-

tème utilisable par des agents non étroitement spécialisés en la matière. Or, BERGAL lui-même déclare (13) que ces caractères exigent, pour leur utilisation, l'emploi de spécialistes.

Il n'est pas utile non plus de mentionner expressément l'aspect particulier des grains latéraux de *H. tetrastichum* KÖRN. et *haxtoni* KÖRN. s. l., quelque peu tordus sur leur axe longitudinal, puisque ce caractère apparaît commun à toutes les formes polystiques à épis lâches.

Enfin, du fait même que, pour ne pas l'alourdir excessivement, nous avons limité notre système aux variétés linnéennes et à leurs sous-variétés, nous n'avons pas incorporé les formes que REGEL a distinguées (58) au sein des sous-variétés à barbes lisses, bien qu'il leur ait attribué des désignations latines. Il semble qu'on puisse en effet considérer ces formes d'un rang systématique inférieur comme des « cultivars ».

Enfin nous avons également laissé de côté, comme l'ont fait la plupart des auteurs qui nous ont précédé, les caractères qualifiés de « végétatifs » qui concernent les autres parties de la plante à différents stades de son développement, parce que, s'il existe bien des différences certaines dans l'aspect de ces caractères, tout au moins entre cultivars, leur étude systématique n'a pu être terminée, en ce qui nous concerne, faute de temps pour rassembler les observations faites sur l'ensemble des formes, et aussi parce qu'il est impossible d'identifier avec exactitude une sous-espèce ou variété botanique d'orge en l'absence d'épis, cependant qu'il est pratiquement indispensable de pouvoir, à l'aide de ceux-ci, reconnaître et classer les différentes formes botaniques sans être obligé pour cela de suivre la plante durant tout le cours de sa végétation, ce qui n'est pas toujours réalisable.

Notre principal objectif étant de clarifier la classification et de réduire le plus possible les confusions, nous avons innové le moins possible en matière d'appellations latines des sous-espèces, groupes de variétés, variétés et sous-variétés, sauf, évidemment, pour donner des noms latins aux variétés et sous-variétés créées à Rabat. Ceux-ci sont suivis de notre indicatif « GRIL .» ou de l'indicatif GRIL. et CAZ. (G. GRILLOT et Mlle L. CAZAL).

Nous avons cependant proposé un nom nouveau pour supprimer une homonymie (variété nº 199). En outre, et pour supprimer des imprécisions ou des confusions possibles nous avons également proposé des appellations, nouvelles et brèves, pour quelques variétés antérieurement signalées, mais n'ayant reçu, jusqu'à ce jour, qu'une appellation (10, 48, 48 *bis*, 66) faite de plusieurs termes, et qui peut d'ailleurs rester valable comme synonyme. Ces cas sont nettement signalés dans les pages qui suivent.

Pour la bonne utilisation du système que nous proposons ci-après, c'est-à-dire des tableaux V et VI et des listes qui les suivent, il est néces-

saire d'attirer l'attention des éventuels usagers sur le sens que nous donnons à l'expression *H. intermedium* KÖRN., sens légèrement différent de celui qui lui fut conféré par KÖRNICKE lui-même, et très nettement différent de celui de *H. intermedium* VAV. et ORL. qui, d'après la nomenclature de ses différentes formes suggérée par ORLOV (3) paraît englober à la fois :

a) *H. irregulare* ABERG et WIEBE (de définition postérieure à celle de *H. intermedium* VAV. et ORL).

b) *H. intermedium* KÖRN., intermédiaire entre *H. vulgare* LAM. et *distichum* LAM.

c) et aussi les formes intermédiaires entre *H. nutantes* R. REG et *H. deficientes* R. REG.

Pour KÖRNICKE, étaient « *intermedium* » les formes à épillets centraux barbus (et, par extension, trifurqués) et à épillets latéraux fertiles mais mutiques. Il signalait cependant la possibilité d'y trouver des épillets latéraux stériles.

Or la réduction du développement des épillets et des grains latéraux n'entraîne pas forcément la disparition totale des appendices des glumelles (barbes ou capuchons), mais peut ne provoquer que leur réduction. Quant à la réduction du développement de l'épillet lui-même, elle peut aller jusqu'à entraîner la stérilité des épillets latéraux, lesquels restent cependant plus développés, à glumelle inférieure aiguë et aristée, plus large et plus longue que celle des épillets latéraux de *H. distichum* LAM. C'est d'ailleurs le cas de tous les épillets latéraux des hybrides en F1 (1), donc hétérozygotes, entre *vulgare* LAM. et *nutantes* R. REG.

Si l'on admet que les différentes formes de *H. intermedium* KÖRN. sont, au moins en partie, issues d'hybridation entre *vulgare* LAM. et *distichum* LAM. (10, 34, 35, 39, 50), il devient logique d'inclure dans *H. intermedium* KÖRN. s. l., non seulement les formes réellement polystiques à épillets latéraux plus ou moins réduits, mais aussi les formes n'ayant que deux rangs fertiles, mais à épillets latéraux à glumelle aristée, ou tout au moins aiguë, c'est-à-dire *rostratum* ou *muticum* d'ATTERBERG (10), plus développés que chez *H. nutantes* R. REGEL.

Cette manière de voir, qui correspond aux vues d'ATTERBERG (10), fut également suggérée par HARLAN en 1918 (34) et nous nous y sommes personnellement conformé. Elle peut paraître, à première vue, peu compatible avec la position de *H. intermedium* KÖRN. au sein de *H. polystichum* DÖLL.

Peut-être serait-il plus rationnel, compte tenu de l'origine hybride de *H. intermedium* KÖRN., s. l., de supprimer les groupes « *polystichum* DÖLL et *distichum* LAM. et de considérer comme indépendantes

(1) On sait que la stérilité des épillets latéraux, et l'absence de barbes, sont, dans les croisements d'orges, des caractères dominants (17).

les quatre sous-espèces du tableau IV (*vulgare* LAM., *intermedium* KÖRN., *nutantes* R. REGEL, *deficientes* R. REGEL).

Toutefois, lorsque les auteurs parlent de la « *fertilité* » des épillets latéraux, il s'agit en réalité du degré de développement atteint par ces épillets, de sorte qu'il n'est pas absolument contre-indiqué de ne pas en arriver à cette suppression, et il paraît pratique, donc préférable, de conserver le schéma des tableaux V et VI.

Il convient d'ailleurs d'ajouter que les formes fixées « *intermedium* » à épillets latéraux stériles, mais à glumelle inférieure longue, aiguë, et aristée, sont très rares et leur fixité même serait à vérifier car il s'agit presque toujours, à notre connaissance, d'hétérozygotes dont les descendances homozygotes se répartissent entre *vulgare* LAM., *distichum* L. et *intermedium* à rangs latéraux fertiles (50).

C'est d'ailleurs l'impropriété de l'expression « *fertilité* » des épillets latéraux pour :

a) la distinction entre *vulgare* LAM. et *intermedium* KÖRN. s. l.,

b) la délimitation de *intermedium* KÖRN,

c) la distinction à bien établir entre *nutantes* R. REG et *deficientes* R. REG., toutes deux à épillets latéraux non fructifères,

qui nous a incité à préférer le critère « *développement des épillets* » latéraux à celui de « *fertilité* » de ces mêmes épillets, encore que ces deux expressions aient, en fait, et dans l'esprit des auteurs, la même signification.

Ayant donc élargi le sens de *H. intermedium* KÖRN. jusqu'à y inclure, s'il s'en présente, les orges à deux rangs fertiles et à épillets latéraux stériles hypertrophiés, nous y avions inclus également toutes les orges à six rangs fertiles dont la réduction des épillets latéraux ne se traduit que par l'absence ou la réduction relative des appendices (barbes ou capuchons) des glumelles, ce qui nous avait amené à y faire figurer les formes polystiques ayant leurs épillets latéraux complètement mutiques, et des épillets centraux, notamment à la base des épis, pourvus de très courtes barbes ou barbules dont la longueur est tout au plus de quelques centimètres et qui, au maximum, ne dépassent pas le sommet des épis.

Mais nous avons maintenant, comme on le verra plus loin, quelque raison de penser que, lorsque les grains latéraux ne sont pas eux-mêmes réduits, il peut s'agir dans ce cas de sous-variétés submutiques qui sont à rattacher aux variétés mutiques de *H. vulgare* LAM. (de même que les formes de blé dont les épis portent de courtes barbules sont rattachées aux variétés mutiques).

En définitive, et à l'exception des formes « submutiques » dont les grains latéraux ne sont nullement réduits, sont à considérer, à notre sens, comme *intermedium* (KÖRN.) GRIL. les formes polystiques dont les épillets et les grains latéraux sont de dimensions plus ou moins réduites par rapport à celles des épillets et grains centraux, cette réduction pou-

vant, dans les cas extrêmes, soit se limiter à une certaine réduction de la longueur des barbes des épillets latéraux ou à leur suppression, soit au contraire s'accompagner de la stérilité de certains épillets latéraux ou parfois même de la totalité de ceux-ci. Dans ce dernier cas il s'agit de formes apparemment distiques caractérisées par leurs épillets latéraux dont la glumelle inférieure est aiguë et mutique (*muticum* ATTERB), ou barbulée (*rostratum* ATTERB).

Peut-être convient-il de souligner l'importance que nous accordons, et qui ne leur est habituellement pas consentie, aux orges mutiques. Cette importance est justifiée à la fois par l'intérêt éventuel de ces formes pour l'agriculture, et par l'analogie qu'elle crée avec la classification des blés, où l'on connaît depuis longtemps, au moins chez les blés hexaploïdes et particulièrement chez le blé tendre (*Triticum vulgare* HOST) des formes barbues (*T. aestivum* L.), des formes mutiques (*T. hybernum* L.), et des « *inflatum* » FLAKS. qu'on a comparés aux orges trifurquées.

Nous n'avons pas incorporé dans notre système les formes sauvages, caractérisées par leurs épis à rachis fragile, parce que notre objet n'était que la classification des orges cultivées ou cultivables, et aussi pour ne pas alourdir le tableau VI et le rendre ainsi d'impraticable usage ; toutefois, nous en donnons la liste en annexe (annexe II), et le tableau IV donne un aperçu des homologies de ces orges sauvages avec les formes cultivées.

Ce tableau IV a été dressé d'après les travaux d'ABERG (2) et complété par l'inscription de *H. paradoxon* E. SCHIEMANN (60).

TABLEAU IV

Hordeum *L. section* cerealia ANDS.

Sous-Sections	Espèces (ou sous-espèces)		
	Orges à six rangs également fertiles	Orges à six rangs inégalement fertiles	Orges à deux rangs fertiles
I. — *Orges sauvages* à rachis fragile.....	*H. agriocrithon* ABERG	*H. paradoxon* E. SCHIEMAN	*spontaneum* C. KOCH
II. — Orges *cultivées* à rachis solide.....	*H. vulgare* LAM.	*H. intermedium* (KÖRN. sl.) GRIL.	*H. distichum* LAM.

C'est KAMM qui, en 1954, a signalé (38) la présence en Israël d'orges sauvages du type *intermedium* KÖRN., que Mme SCHIEMANN a appelé *H. paradoxon*.

D'autre part ABERG ayant, en 1945, situé *H. irregulare* (4) hors de *intermedium* VAV. et ORL. en lui conférant le rang d'espèce, il nous a paru judicieux d'employer dans le tableau IV l'expression *H. intermedium*

KORN. (sensu lato) plutôt que celle de *H. intermedium* CARLETON, employée en 1940 par ABERG (2) et qui semble synonyme de *H. intermedium* VAV. et ORL.

Certes, le tableau IV reste assez sommaire, mais il sera possible de le compléter quand la nécessité s'en fera sentir, c'est-à-dire lorsque le nombre de formes sauvages connues sera plus considérable. On pourra peut-être alors dresser pour celles-ci une classification systématique parallèle à celle des orges cultivées, telle que nous la présentons au tableau VI.

C. — CLASSIFICATION GÉNÉRALE PROPOSÉE

Notre objectif étant, quand faire se pouvait, de coordonner les principales classifications déjà existantes, mais l'ordre de subordination des caractères taxonomiques utilisés variant suivant les auteurs, la coordination de leurs classifications respectives s'est révélée une tâche difficile, que nous n'avons pu tenter de mener à bien qu'en présentant la classification sous la forme de grilles à double entrée (tableaux V et VI).

Cette présentation n'est d'ailleurs qu'une conséquence ou application de la « *loi de variation parallèle des types congénères* », rappelée en 1914 par BLARINGHEM, loi dont, écrivait-il, « les naturalistes ont fait souvent un usage heureux pour le perfectionnement de leurs classifications » (18).

Outre la facilité d'emploi qu'elle nous paraît conférer au système de classification proposé, elle a l'avantage de révéler clairement, d'un seul coup d'œil, la constitution générale de l'ensemble des orges cultivées (*Hordeum sativum* JESSEN) en montrant où se situent, systématiquement parlant, les sous-espèces et les variétés à présent connues.

Inspirée plus précisément de la « *loi des séries homologues de variations* » énoncée en 1922 par VAVILOV (63), elle révèle sur le champ quelles sont les séries déjà observables et celles qui sont encore inexistantes ou plus ou moins incomplètes.

Pour éviter toute incertitude sur le sens des termes employés dans les tableaux V et VI, nous rappellerons de nouveau que nous admettons que toutes les orges cultivées (c'est-à-dire à gros grains et à rachis non fragile) appartiennent à l'espèce *Hordeum sativum* JESSEN.

Cette espèce est partagée en deux groupes de deux sous-espèces, l'un : *polystichum* DÖLL caractérisé par ses épis à six rangs d'épillets fertiles, l'autre, *H. distichum* LAM. par ses épis à deux rangs seulement d'épillets fertiles.

Chez *H. polystichum* DÖLL, on distingue *H. vulgare* LAM. dont les six rangs sont également fertiles et développés, et *intermedium* (KÖRN.)

TABLEAU V

Espèce Hordeum sativum JESSEN.

Groupes de sous-espèces		*H. polystichum* DÖLL.		*H. distichum* LAM.	
Sous-espèces		*H. vulgare* LAM.	*H. intermedium* (KÖRN. sl.) GRIL.	*H. nutantes* R. REG.	*H. deficientes* R. REG.
groupements de variétés	à épis lâches (L)	*H. tetrastichum* KÖRN. sl.	*H. haxtoni* KÖRN. sl.	*H. nutans* SCHÜBL. sl.	*H. deficiens* STEUD. sl.
	à épis denses (d)	*H. parallelum* KÖRN. sl.	*H. transiens* KÖRN. sl.	*H. erectum* SCHÜBL. sl.	*H. africanum* VAV. & ORL. sl.
	épis très denses (D)	*H. hexastichum* L. sl.	*H. cazalae* GRIL. sl.	*H. zeocrithum* L. sl.	*H. zeocrithideficiens* VAV. sl.

Gril. dont les rangs latéraux sont moins développés que les rangs centraux, le sens que nous donnons à cette appellation ayant été ci-avant défini.

Chez *H. distichum* Lam., on distingue, comme l'a fait Orlov, *H. nutantes* R. Regel, dont les épillets latéraux stériles comprennent encore glumes, glumelles à extrémités émoussées, et étamines, et *H. deficientes* R. Regel, à épillets latéraux beaucoup plus atrophiés, réduits en général à la présence d'une seule glume.

Les noms donnés aux trois groupements créés dans chacune de ces sous-espèces d'après la densité des épis, sont mentionnés au tableau V, mais non reproduits au tableau VI.

A l'exception de *H. tetrastichum* Körn., *H. hexastichum* L. et *H. cazalae* Gril. chacun de ces noms se confond, avec un sens élargi, avec celui de la variété linnéenne la plus commune ou la plus anciennement connue et décrite du groupement.

Le tableau V, limité aux orges cultivées (à rachis non articulé, c'est-à-dire non fragile) considérées comme constituant une seule espèce *Hordeum sativum* Jessen, résume par son entrée verticale, comment, d'après le degré de fertilité et de développement des épillets latéraux, cette espèce est divisée en deux groupes de sous-espèces divisés chacun en deux sous-espèces, et, par son entrée horizontale, comment chaque sous-espèce est partagée en trois groupements de variétés d'après la densité des épis (L = lâches ; *d* = denses ; D = très denses).

Il faut ajouter un troisième groupe, constitué par la sous-espèce *irregulare* Aberg, elle-même constituée par des formes dont l'épi apparaît comme une mosaïque de deux variétés homologues (situées sur la même ligne horizontale du tableau VI, et dans des colonnes verticales correspondant à la même densité de l'épi, le degré de fertilité et de développement des épillets latéraux étant jusqu'à présent la seule différence, mais très accusée, entre les deux variétés puisque l'une est de la sous-espèce *vulgare* Lam., l'autre de la sous-espèce *déficientes* R. Regel).

Nous avons hésité, pour le nom à donner au groupement des variétés à épis très denses de la sous-espèce *H. vulgare* Lam., entre *pyramidatum* Körn. s. l. et *hexastichum* L. Le sens de « *pyramidatum* » est effectivement plus précis puisqu'il ne s'applique, en principe, qu'à des formes à épis très denses tandis que « *hexastichum* » a été, par Körnicke, élargi pour englober « *H. parallelum* Körn. » dont les épis sont moins denses et ne sont pas d'aspect pyramidal (d'où le nom de *parallelum*) ni de section hexagonale, mais plutôt carrée d'où l'inconvénient de les incorporer, comme l'a fait Körnicke, dans les, « *hexastichum* », par opposition à *tetrastichum* Körn, constituée de formes supposées à quatre rangs, mais qui, nous l'avons vu, sont en réalité des orges à six rangs à épis lâches de section rectangulaire.

Certes les orges à épis très denses sont souvent caractérisées aussi par la diminution progressive de la taille de leurs grains, depuis la base jusqu'au sommet de l'épi. C'est ce qui donne à celui-ci un aspect pyramidal chez les orges

polystiques (d'où le nom de *H. pyramidatum* KÖRN.) et un profil triangulaire chez les orges distiques (qu'on appelle « orge éventail : *H. zeocriton* L.), mais, comme il vient d'être dit, les orges à épis très denses n'ont pas toutes des épis pyramidaux ou triangulaires et, inversement, on rencontre parfois, quoique plus rarement, des formes dont les épis sont d'aspect pyramidal ou triangulaire sans toutefois être très denses, notamment chez les orges mutiques (et particulièrement chez *H. inerme* KÖRN).

Dans ce cas, le systématicien est embarrassé. Toutefois, comme la limite entre épis pyramidaux (ou triangulaires) et épis à bords parallèles (donc à grains sensiblement égaux tout au long de l'épi) n'est pas plus nette que celles des différentes catégories de densité, et comme la forme des épis ne se prête pas facilement à des mesures aussi précises et aussi rapidement faites que leur densité, c'est celle-ci que nous avons adoptée comme critère pour situer les formes, pyramidales ou non, ce qui évite tout litige de classement mais peut laisser le systématicien quelque peu insatisfait.

En définitive, il nous est apparu qu'il convenait de donner aux orges polystiques à épis très denses le nom de *H. hexastichum* L. en restituant à cette expression son sens primitif qui n'inclut pas *parallelum*, et qui ne crée pas l'idée fausse que toutes les orges à épis très denses sont également à épis pyramidaux. On maintient ainsi le parallélisme : *tetrastichum*, *parallelum*, *hexastichum*, étant bien entendu que ces qualificatifs s'appliquent à l'aspect et à la section de l'épi correspondant à sa densité, toutes ces formes étant à six rangs fertiles.

Comme nous l'avons déjà ci-avant signalé, l'entrée verticale du tableau VI correspond aux principaux caractères de l'épi et son entrée horizontale à ceux des glumes et des glumelles (inférieures).

La légende de ce tableau est la suivante :

Chacune des quatre sous-espèces : *Vulgare* LAM, *intermedium* (KÖRN) GRIL, *nutantes* R. REGEL et *deficientes* R. REGEL, y est subdivisée, comme au tableau V, d'après la densité des épis (selon l'échelle d'ORLOV) suivant le nombre d'entre-nœuds sur 4 cm de rachis, soit :

L = lâches : s'il n'y en a pas plus de 14 ;
d = denses : de 15 à 19 ;
D = très denses : plus de 19.

Les glumes sont dites :

E = étroites : si leur largeur est au plus égale à 1 mm.
L = larges : quand leur largeur dépasse 1 mm.

Les glumelles inférieures (ou externes) peuvent appartenir à l'un des trois types T suivants :

B = glumelles barbues.
F = glumelles trifurquées (barbe remplacée par un appendice en forme de capuchon flanqué à sa base de deux expansions latérales plus ou moins développées).
M = glumelles mutiques (sans barbe ni capuchon).

Suivant que les glumelles adhèrent ou non au caryopse à maturité, les grains (A) sont :

V = vêtus : quand les glumelles sont soudées au caryopse.
N = nus : quand elles ne le sont pas.

Enfin la couleur (C) des glumelles est claire (*c*) ou noire (*n*).

En définitive, le tableau VI comprend 288 cases correspondant chacune à une variété linnéenne qui est, soit déjà existante, soit à priori susceptible d'être trouvée ou créée ultérieurement.

Il eût été souhaitable d'inscrire dans chaque case le nom de la variété correspondante, mais pour la commodité de l'exposé, et notamment pour ne pas être contraint de donner au tableau de trop grandes dimensions, nous avons numéroté ces cases de 1 à 288 (au lieu d'y inscrire les noms latins des variétés) en laissant toutefois en blanc les cases qui correspondent à des variétés inexistantes ou non encore connues, tout au moins de l'auteur du présent mémoire. Mais au début de nos travaux le nombre des cases blanches était beaucoup plus considérable. En effet, les numéros inscrits dans le tableau VI **en caractères gras** correspondent à des variétés nouvelles et fixées obtenues à Rabat par hybridations. Les autres numéros correspondent aux variétés décrites par d'autres auteurs avant l'achèvement du présent mémoire.

Enfin notre système (et en particulier le tableau VI) ne paraît pas, à première vue, faire état de la sous-espèce (1) *H. irregulare* ABERG et WIEBE.

En réalité, nous n'avons pas perdu de vue cette sous-espèce, mais, à notre connaissance tout au moins, l'inventaire de ses différentes variétés n'a pas encore été fait, et d'autre part, si l'on adopte pour celles-ci les règles de nomenclature préconisées par ORLOV (3), il devient très facile de classer et dénommer ces variétés par l'utilisation du tableau VI.

On pourrait estimer aussi que l'ensemble des différentes variétés du type *irregulare* ne constitue pas une sous-espèce, mais que chacune d'entre elles, étant une mosaïque de deux variétés (l'une polystique, l'autre distique, toutes deux « *non irregulare* »), est une forme affine de celle de ces deux variétés à laquelle elle ressemble le plus par la proportion dominante d'étages soit polystiques, soit distiques, dans ses épis.

Mais il ne saurait être question de placer les variétés « *irregulare* » au sein de *H. intermedium* KÖRN., dont elles ne présentent nullement l'aspect « intermédiaire ».

Celles que nous avons pu voir et cultiver sont mentionnées à la fin de la liste nominative des variétés et sous-variétés.

***

Les caractères des variétés sont indiqués au tableau VI lui-même. Les *variétés* « typiques », autrement dit celles du tableau VI, sont en outre définies par les caractères suivants (dont les modifications sont utilisées pour

(1) ABERG a conféré à *H. irregulare* le rang d'espèce (4) mais celle-ci ne peut avoir, au mieux, que le rang de sous-espèce dans un système qui admet que toutes les orges dites « cultivées » appartiennent à une seule et même espèce : *H. sativum* JESSEN.

TABLEAU VI

Classification générale des variétés linnéennes d'orges cultivées.

Hordeum sativum JESSEN

Glumes	Glumelles			*Polystichum* DÖLL						*Distichum* LAM.					
				Vulgare LAM.			*Intermedium* (KÖRN sl.) GRIL			*Nutantes* R. REG.			*Deficientes* R. REG.		
	T Type	A Adhérence au caryopse	C Couleur	L	d	D	L	d	D	L	d	D	L	d	D
E	B	V	*c*	1	25	49	73	97	121	145	169	193	217	241	265
			n	2	26	50	74	98	**122**	146	170	194	218	242	**266**
		N	*c*	3	27	51	75	99	123	147	171	195	219	**243**	**267**
			n	4	28		76	**100**		148	**172**		220	**244**	**268**
	F	V	*c*	5	**29**	53	77	101	**125**	149	173	197	221	**245**	**269**
			n	6			78	**102**		150			222	**246**	
		N	*c*	7	**31**	55	79	103		151	175	199	223	**247**	
			n	8	**32**		80	**104**		152			224	**248**	**272**
	M	V	*c*	9	33	57		**105**	**129**	153			225		
			n	10	**34**	**58**			**130**	154		**202**	226		
		N	*c*	11	**35**	**59**	**83**	**107**	**131**	155			227		
			n							156			228		
	B	V	*c*	13	37	61	**85**		**133**	157	181	**205**	229	253	**277**
			n	14	38	62	**86**	**110**		158	182	**206**	230	254	**278**
		N	*c*	15	39	63	**87**	**111**	**135**	159			**231**	**255**	**279**
			n	16	40		88	**112**	**136**	160			**232**	**256**	**280**
	F	V	*c*	**17**	**41**		**89**	**113**	**137**				**233**	**257**	**281**
			n	**18**	**42**	**66**	**90**						234	**258**	**282**
L		N	*c*	**19**	**43**		**91**	**115**					**235**	**259**	**283**
			n	**20**		**68**			**140**				**236**	**260**	**284**
	M	V	*c*	**21**			**93**	**117**	**141**						
			n	**22**	**46**	**70**	**94**	**118**	**142**						
		N	*c*												
			n												

Nota Bene. — *H. irregulare* ABERG et WIEBE. — Le tableau ci-dessus ne mentionne pas les variétés de cette sous-espèce, parce que leur inventaire n'est pas fait. Mais celles que nous avons pu connaître sont indiquées à la fin de la liste nominative des variétés et sous-variétés. En outre, si l'on applique à cette sous-espèce la règle de nomenclature proposée par ORLOV (3) le tableau ci-dessus est parfaitement utilisable pour identifier et classer les variétés de cette sous-espèce.

On appellera par exemple *pallidum-deficiens* (correspondant aux cases 1-217 du tableau ci-dessus), toute forme «*irregulare*» participant, par le faciès de son épi, de ces deux variétés, si le nombre des épillets latéraux fertiles (ou plus exactement fructifères) est plus élevé que celui des stériles (c'est-à-dire non fructifères), mais on l'appellera *deficiens-pallidum* (soit 217-1) si, au contraire le nombre d'épillets latéraux stériles est plus élevé que celui des fertiles. Il pourra y avoir des cas litigieux quand les épillets latéraux fertiles et stériles seront respectivement en nombre à peu près égal.

la diagnose des formes affines qualifiées sous-variétés dans la liste nominative des variétés et sous-variétés) :

a) Le rachis de l'épi n'est pas ramifié.

b) Les glumes, quand elles sont étroites, sont, en général, plus ou moins velues et sont aristées (c'est-à-dire prolongées chacune par une fine arête dont la longueur peut être, suivant les lignées, inférieure, égale ou supérieure à celle de la glume) ; quand elles sont larges, autrement dit quand leur largeur dépasse 1 mm, elles sont glabres, et leur extrémité est soit mutique et mousse, soit pourvue d'un appendice comparable à celui de la glumelle inférieure du même épillet, mais de dimensions sensiblement plus réduites, encore que BEAVEN (15, 16) considère comme variétés typiques les formes à glumes très larges prolongées chacune par une arête ayant les dimensions et le caractère grossier d'une barbe. Sauf chez les orges « *deficientes* », elles sont à peu près identiques sur tous les épillets, notamment chez les orges polystiques.

c) La glumelle inférieure des épillets fertiles est extérieurement glabre, c'est-à-dire non velue, sauf chez quelques formes signalées par ABERG et WIEBE (7) où les épines des nervures dorsales sont partiellement remplacées par quelques poils ; elle est soit prolongée par une longue barbe épineuse, soit terminée à son sommet par un capuchon trifurqué, soit mutique. Chez « *intermedium* » KÖRN, les épillets latéraux, même fertiles, sont mutiques (39).

d) Les glumelles, quand elles sont claires, sont jaunes ou blanches ainsi que leurs appendices ; les paléoles (glumelles supérieures) sont de la même couleur que les glumelles externes et sont mutiques ;

e) les glumelles externes des épillets latéraux stériles des variétés « *nutantes* » R. REGEL sont mutiques et plus ou moins partiellement velues (14).

f) Les caryopses sont, au moins chez les variétés à grains nus, (c'est-à-dire à glumelles non adhérentes au caryopse mûr) de la même couleur que les glumelles. En ce qui concerne les variétés à grains vêtus, la couleur du caryopse, plus difficile à examiner, n'a pas été toujours prise en considération par les auteurs.

Toute *sous-variété* se distingue de la variété à laquelle elle est rattachée par la modification de l'un ou de plusieurs des caractères ci-dessus rappelés. Par exemple, sont classées parmi les sous-variétés (énumérées dans la liste nominative qui suit) :

Les formes à rachis ramifié ; celles dont les glumes, larges, ont pris, sur les épillets fertiles, les dimensions et l'aspect des glumelles inférieures (y compris leur glabrescence extérieure et leur prolongement, si la forme n'est point mutique, par une barbe ou par un capuchon) ; les formes à glumelles inférieures velues ; les formes barbues dont les barbes sont moyennes ou courtes, les formes trifurquées dont les capuchons sont emmanchés sur des barbes de longueur supérieure à 1 cm ; les formes submutiques, dont les épillets centraux portent de très courtes barbes à la base de l'épi ; les « *intermedium* » à épillets latéraux barbus ou trifurqués ; les formes dont les barbes ou les caryopses ne sont pas de la même couleur que celle des glumelles ; celles dont la couleur des glumelles n'est pas franchement claire ou noire, par exemple les formes à épis orangés (12 *bis*), violets ou violacés, grisâtres ou brunâtres, rattachées par HARLAN (34) aux variétés claires ; enfin les formes dont le caractère « glumes larges » n'affecte pas tous les épillets ni même les seuls épillets fertiles, mais seulement les glumes des épillets latéraux (et dans ce cas nous les considérons comme affines des variétés à glumes larges) ou même uniquement la glume externe des épillets latéraux (formes dites *heterolepis*, qu'on peut aussi bien considérer comme

sous-variétés de variétés à glumes larges, mais que, pour suivre ATTERBERG et surtout parce que la majorité des glumes y sont étroites, nous avons placées à côté des variétés à glumes étroites).

Il est bon de signaler, en ce qui concerne l'appréciation de la longueur des « barbes », que ORLOV a précisé (3) que sont à considérer comme longues les barbes qui dépassent l'épi d'une longueur supérieure ou égale à 1 fois et demie celle de l'épi, et courtes celles dont l'extrémité ne dépasse le sommet de l'épi que d'une longueur inférieure ou au plus égale à celle de l'épi.

L'appréciation « barbes très courtes » n'est pas nettement définie ; elle nous paraît ne devoir s'appliquer qu'aux barbes dont la longueur n'excède pas celle de quelques entre-nœuds du rachis de l'épi.

On voudra bien noter que, parmi les variétés numérotées au tableau VI, on ne connaît pas encore les variétés proprement dites portant les numéros suivants qui n'existent encore que sous forme de sous-variétés : **34, 35, 58, 59,** 78, **83, 85, 87, 91, 94,** 98, **104, 107, 110, 111, 112, 115, 117, 130, 131, 135, 140,** 181, **277.**

Il est facile de voir qu'il s'agit, sauf pour les deux dernières, soit de formes mutiques, soit d' « *intermedium* » (et quelquefois d'*intermedium* mutiques) et que, à l'exception des nos 78, 98 et 181, ce sont des formes obtenue à Rabat par hybridations, et dont les particularités sous-variétales» ont souvent rendu délicate la mise en place dans le tableau VI. On reviendra plus loin sur cette difficulté.

Par contre, les cases 28, 123 et 182 qui n'étaient comblées chacune que par l'existence d'une sous-variété, correspondent maintenant aux variétés typiques obtenues à Rabat.

Enfin, pour les formes de la sous-espèce *H. irregulare* ABERG et WIEBE, on se reportera au « nota bene » du tableau VI.

D. — LISTE NOMINATIVE DES VARIÉTÉS ET SOUS-VARIÉTÉS LINNÉENNES DE L'ESPÈCE HORDEUM SATIVUM JESSEN

Les variétés sont énumérées ci-après dans l'ordre numérique croissant de 1 à 288.

Le numéro donné à chaque variété, et qui précède son nom latin, est celui qui figure dans la case correspondante du tableau VI.

Les numéros non suivis d'une désignation latine correspondent aux cases vides du tableau VI, c'est-à-dire à des variétés non encore connues.

Les sous-variétés sont mentionnées à la suite de la variété à laquelle elles sont rattachées.

Les particularités qui distinguent chaque sous-variété de la variété à laquelle elle est rattachée sont indiquées avant sa désignation latine.

Les *numéros en italique* placés après les noms de variétés, ou sous-variétés, sont ceux de l'immatriculation des variétés ou sous-variétés,

ou de certaines de leurs lignées, dans la collection des orges du Centre de Recherches Agronomiques de Rabat.

La liste qui suit ne fait que brièvement état en son paragraphe C de la sous-espèce *H. irregulare* ABERG et WIEBE. C'est là une lacune importante qui ne pourra être comblée que lorsque l'inventaire des variétés et sous-variétés de cette sous-espèce aura pu être dressé.

Toutefois, par l'utilisation combinée du tableau VI et de la liste suivante, il est possible de trouver la désignation latine à donner aux formes de cette sous-espèce que l'on pourra rencontrer. En effet, la règle énoncée par ORLOV, et rappelée au bas du tableau VI, pour l'appellation des diverses formes de *H. intermedium* VAV. et ORL., qui englobe *H. irregulare* ABERG et WIEBE est aisément applicable à cette sous-espèce.

Cette règle pouvant s'appliquer à toutes les combinaisons, l'appellation des diverses variétés de *H. irregulare* ABERG et WIEBE ne semble en effet présenter aucune difficulté. Mais il reste à connaître celles qui existent ; les seules que nous ayons eu dans nos collections sont mentionnées à la fin de la liste suivante.

A — *Hordeum Polystichum* DÖLL (variétés 1 à 144)

I — *Hordeum Vulgare* LAM. (variétés 1 à 72)

a) *Tetrastichum* KÖRN. (variétés 1 à 24)

Variétés :

1. — *pallidum* SER. = *077, 071.*

Sous-variétés :

a) Épi à rachis ramifié : *crispum* KÖRN. (1).
b) Épillets centraux stipulés : *afgahanicum* VAV. — *407.*
c) Longues glumes et épis extrêmement lâches : *chitralicum* (FREISL.) MANSF.
d) Barbes lisses : *rikotense* R. REG. *426-628.*
e) Barbes courtes : *breviaristatum* VAV. *428.*
f) Barbes ondulées : *heuzei* KÖRN.
g) Glumelles grisâtres et caryopse foncé : *coerulescens* SER (2). *61-366.*
h) Glumelles et caryopses violets : *subviolaceum* KÖRN.
i) Glumelles orangées et barbes lisses. : *aurantiopaleatum* BAOUM.

2. — *nigrum* WILLD. — *433.*

Sous-variétés :

a) Barbes lisses : *leiorrhynchum* KÖRN. *91,408.*
b) Barbes claires : *nigripallidum* R. REG.

(1) KÖRNICKE (40) place « *crispum* » dans « *tetrastichum* », MANSFELD (45) dans « *parallelum* ».
(2) KÖRNICKE attribue *H. coerulescens* en 1885 à SERINGE (39), en 1895 à ALEFELD (40). Nous avons conservé l'orthographe *coerulescens* adoptée par tous les auteurs (plutôt que *caerulescens*). Voir, page 449, renvoi 2 les réserves faites par KÖRNICKE à propos de cette variété, réserves qui paraissent tout à fait justifiées.

3. — *coeleste* L. — *27.*

Sous-variétés :

a) Epi à rachis ramifié : *crispicapillum* Körn. (1).
b) Barbes lisses : *glabricoeleste* Vav.
c) Barbes courtes : *asiaticum* Vav. *29.*
d) Barbes courtes et lisses : *glabriasiaticum* Vav.
e) Epi court, caryopses jaunes-brunâtres : *walpersii* Körn. *412.*
f) Epi court, caryopses noirâtres-brunâtres : *griseinigrum* Vav. et Orl.
g) Epi court, caryopses épais, bleu-vert grisâtres : *hymalayense* Rittig. *69.*
h) Glumelles et caryopses violets : *violaceum* Körn.
i) Glumelles et caryopses violets, barbes courtes : *asiaticoïdes* Mansf.

4. — *duplonigrum* Körn. — *412, 893.*

Sous-variétés :

a) Barbes lisses : *glabriduplinigrum* Vav.
b) Caryopses noirs bruns : *tibetanum* Vav. et Orl.
c) Caryopses violets : *atroviolaceum* Mansf.

5. — *hosfordianum* Wittm. — *42, 419.*

Sous-variétés :

a) Avec capuchons sur barbes d'au moins 1 cm : *sinicum* Vav. et Orl.
b) Avec capuchons prolongés par une arête courte et fine : *cucullatum* Körn.
c) Avec capuchons prolongés par une arête longue et forte : *tortile* (Robert) Körn.

6. — *atrum* Körn. *727, 728.*

7. — *trifurcatum* Schlecht. *147.*

Sous-variétés :

a) Caryopses verts : *kobdicum* Vav. et Orl.
b) Caryopses violets : *gobicum* Vav. et Orl.
c) Capuchons sur très courtes barbes genouillées : *pseudo-trifurcatum* Langsd. *417.*

8. — *aethiops* Körn. *24, 1100.*

9. — *tonsum* Körn. *88, 424.*

Sous-variétés :

a) Barbes très courtes aux épillets centraux (épillets latéraux mutiques) : ***subtonsum*** Gril. *730.*
b) Glumelles velues : ***pilotonsum*** Gril. et Caz. *649.*

(1) Körnicke (40) place *crispicapillum* dans *tetrastichum* Körn., Mansfeld (45) dans « *parallelum* ». Körn.

10. — *nigritonsum* Körn. *421.*

Sous-variété :

a) Barbes très courtes aux épillets centraux (épillets latéraux mutiques) : ***subnigritonsum*** Gril. *951.*

11. — *nuditonsum* (Körn.) Mansf.

Sous-variétés :

a) Barbes très courtes aux épillets centraux (épillets latéraux mutiques), caryopses et glumelles violets : *lamarum* Aberg. (1).

12. —

13. — *latiglumatum* Körn. *665.*

Sous-variété :

a) Glumes très larges à barbes longues : *macroglumis* E. M. *07.*

14. — *atrospicatum* Körn. *744.*

15. — *sublatiglumatum* (2) Körn. *740.*

Sous-variété :

a) Glumes larges aux épillets latéraux seulement : *H. amaricum* Orl.

16. — *nigriaxumicum* Gril. (3) *692.*

Sous-variété :

a) Glumes larges aux épillets latéraux seulement : *aethiopicum* Orl.

17. — *lati-hosfordianum* Gril. *748.*

18. — *latiatrum* Gril. *671.*

19. — *latifurcatum* Gril. *918.*

20. — *latiaethiops* Gril. *979.*

21. — *latitonsum* Gril. *911.*

(1) Peut aussi être considéré comme sous-variété de 83.
(2) Ne pas confondre avec *sublatiglumatum* Vav. et Orl., synonyme de 39 (*subeurylepis* Mansf).
(3) Variété signalée par Atterberg (10) sous l'appellation : *macrolepis nigronudum polystichum vulgare* ; nous proposons le nom plus bref de *nigriaxumicum*, tiré de *axumicum* Vav et Orl., synonyme de *sublatiglumatum* Körn.

22. — *latinigritonsum* GRIL. *896.*

Sous-variété :

a) Avec très courtes barbes aux épillets centraux (épillets latéraux mutiques) : ***menereti*** GRIL. *1080.*

23. —

24. —

b) *H. Parallelum* KÖRN. sl. (Variétés 25 à 48)

25. — *parallelum* KÖRN. *45, 227, 414.*

Sous-variétés :

a) Barbes assez courtes et grossières, épi court : *subparallelum* ORL.
b) Barbes courtes, fines et souples : *hypatherum* VAV. et ORL.
c) Barbes caduques : *dejiciens* ATTERB.
d) Barbes lisses : *glabriparallelum* ORL. *552.*
e) Glume externe des épillets latéraux seule large : *recens* KÖRN.
f) Barbes courtes et fines, glume externe des épillets latéraux seule large : *euryhypatherum* ORL.

26. — *H. gracilius* KÖRN. *639, 1106.*

Sous-variété :

a) Barbes lisses : *glabrigracilius* ORL.

27. — *H. revelatum* KÖRN. *296.*

Sous-variétés :

a) Barbes courtes : *brevisetum* R. REG.
b) Barbes courtes et lisses : *glabribrevisetum* R. REG.
c) Caryopses verts : *ankoberense* VAV. et ORL.
d) Caryopses violets : *hangaïcum* VAV. et ORL. *995.*
e) Barbes courtes et caryopses verts : *sinojaponicum* VAV. et ORL
j) Barbes courtes et caryopses violets : *hadaka* VAV. et ORL.

28(1). — ***nudigracilius*** GRIL. *885, 1075.*

Sous-variété :

a) Epis et barbes gris ou grisâtres (caryopses noirs brunâtres) : *addis-abebae* VAV. et ORL.

29. — *furcatoparallelum* GRIL. *641, 725.*

30. —

(1) La variété 28 est considérée comme ancienne au tableau VI parce que VAVILOV et ORLOV avaient déjà décrit *H. addis-abebae* que nous considérons comme une sous-variété de cette variété. Mais la variété typique a été créée à Rabat.

31. — *lacroixae* GRIL. *887.*

32. — *taïbae* GRIL. *889.*

33. — *chinense* VAV. et ORL.

Sous-variétés :

a) Très courtes barbes aux épillets centraux (épillets latéraux mutiques) : ***subchinense*** GRIL. *642.*
b) Glumelles velues : ***pilochinense*** GRIL. et CAZAL. *643,644.*

34. —

Sous-variété :

a) Très courtes barbes aux épillets centraux (épillets latéraux mutiques) : ***luciusi*** GRIL. *890.*

35. —

Sous-variété :

a) Très courtes barbes aux épillets centraux (épillets latéraux mutiques), et glumelles velues : ***giloti*** GRIL. et CAZAL. *946*

36. —

37. — *eurylepis* KÖRN. *398.*

Sous-variété :

a) Glumes à longues arêtes : *broussardae* GRIL. (1).

38. — *platylepis* KÖRN. *427, 658.*

39. — *subeurylepis* MANSF. (2) *.659, 914, 971.*

Sous-variétés :

a) Glumes larges aux épillets latéraux seulement : *latirevelatum* VAV. et ORL.
b) Comme « a », et barbes courtes : *latibrevisetum* VAV. et ORL.

40. — *subatrispicatum* VAV. *660, 916.*

41. — *fouryi* GRIL. *906.*

42. — *malençoni* GRIL. *1076, 1104.*

(1) Variété signalée par ATTERBERG (10) sous l'appellation *macrolepis album polystichum parallelum* que nous proposons de remplacer par un vocable plus court.

(2) Cette variété a été antérieurement signalée sous l'appellation *sublatiglumatum* VAV. qu'on ne peut conserver parce que, auparavant, KÖRNICKE avait déjà donné le nom de *sublatiglumatum* à la variété 15.

43. — *trabuti* GRIL. *963.*

44. —

45. —

46. — *cohenae* GRIL. *968.*

47. —

48. —

c) *Hexastichum* L. sl. (Variétés 49 à 72)

49. — *pyramidatum* KÖRN. *586.*

Sous-variétés :

a) Épi long (8 cm) : *macroterum* ALEF.
b) Epi court (4-5 cm) et très dense : *brachyurum* ALEF.
c) Epi extrêmement dense : *thyrsoïdeum* K. H.
d) Barbes assez courtes et grossières : *subpyramidatum* ORL. *415.*
e) Barbes courtes : *brachyatherum* (KÖRN.) ORL. (1).
f) Barbes très courtes : *brevispicatum* VAV. et ORL.
g) Barbes lisses : *glabripyramidatum* VAV. *413.*

50. — *schimperianum* KÖRN. *630.*

51. — *nudipyramidatum* KÖRN.

Sous-variétés :

a) Barbes assez courtes et fortes : *subnudipyramidatum* ORL.
b) Barbes courtes et fines : *nanum* VAV. et ORL.
c) Barbes très courtes, fines et lisses : *micrurum* VAV. et ORL.
d) Caryopses verts : *uljassutaïcum* VAV. et ORL.

52. —

53. — *compactum* (KÖRN) MANSF. *633.*

54. —

55. — *nudicompactum* GRIL (2).

56. —

57. — *dundar-beyi* ZHUK. *416.*

Sous-variété :

a) Glumelles velues : ***pilosum*** GRIL. et CAZ. *634, 700.*

(1) Forme à épi très dense d'après ORLOV (3) et MANSFELD (45). KÖRNICKE (39) indique cependant que l'épi est « parallèle », donc non pyramidal, mais il n'en précise pas la densité.

(2) Variété antérieurement signalée par ATTERBERG sous l'appellation : *furcatum nudum polystichum hexastichum* (10).

58. —

Sous-variétés :

a) Très courtes barbes aux épillets centraux (épillets latéraux mutiques) : ***cornui*** GRIL. *881.*

b) Très courtes barbes aux épillets centraux (épillets latéraux mutiques), et glumelles velues : ***elkarii*** GRIL. et CAZ. *930.*

59. —

Sous-variété :

a) Caryopses verts : ***nicaisei*** GRIL. *882.*

60. —

61. — *latipyramidatum* GRIL. (1). *409.*

Sous-variété :

a) Glumes larges aux épillets latéraux seulement : *ibericum* VAV. et ORL. (2).

62. — *latischimperianum* GRIL. (3).

63. — *latinudipyramidatum* VAV. et ORL.

64. —

65. —

66. — *difalcoi* GRIL. *1077, 1107.*

67. —

68. — *bourgesi* GRIL. *1105.*

69. —

70. — *richezi* GRIL. *1088.*

Sous-variété

a) Barbes très courtes aux épillets centraux (épillets latéraux mutiques) : ***subrichesi*** GRIL. *969.*

71. —

72. —

(1) Variété antérieurement signalée par ATTERBERG sous l'appellation : *macrolepis album polystichum hexastichum* (10).

(2) Diagnose de ORLOV (3), tandis que, d'après MANSFELD (45) les glumes sont larges à tous les épillets et, dans ce cas, *ibericum* serait synonyme de *latipyramidatum* GRIL.

(3) Variété antérieurement signalée par ATTERBERG sous l'appellation : *macrolepis nigrum polystichum hexastichum* (10).

II — *H. Intermedium* (Körn. sl.) Gril (Variétés 73 à 144)

a) *Haxtoni* Körn. sl. (Variétés 73 à 96)

73. — *haxtoni* Körn. ss. *93.*

Sous-variétés :

a) Barbes courtes aux épillets centraux : *harlani* Vav. et Orl.
b) Tous épillets barbus : ***pseudohaxtoni*** Gril. *723.*
c) Épillets latéraux stériles mais à glumelles aiguës (type *muticum* Atterb.) : *atterbergii* Korn. (1).

74. — *mortoni* Körn.

Sous-variétés :

a) Barbes courtes aux épillets centraux : *atratum* Vav. et Orl. *1081.*
b) Tous épillets barbus : ***pseudomortoni*** Gril. *724.*
c) Comme « *b* », (épillets latéraux avec courtes barbes) et caryopses violets : *mutilatum* K. H.

75. — *nudihaxtoni* Körn. *947.*

Sous-variétés :

a) Épillets latéraux rarement fertiles : *subatterbergii* Körn.
b) Épillets latéraux avec courtes barbes : *nudimutilatum* K. H.
c) Caryopses bleu-gris : *subhaxtoni* Krön.
d) Glumelles et caryopses violets, épillets latéraux avec courtes barbes : *sikangense* Aberg.
e) Glumelles velues : ***nudipilohaxtoni*** Gril. et Caz. *898, 953.*

76. — *nudimortoni* Harlan s. s.

Sous-variété :

a) Barbes courtes aux épillets centraux : ***brevinudimortoni*** Gril. *903.*

77. — *versifurcatum* K. H. (2).

Sous-variétés :

a) Épillets latéraux à courtes barbes *subcornutum* (Körn.) Mansf.
b) Épillets latéraux stériles non « furqués », mais très développés : *hybridum* K. H. (3).

78. — (4).

Sous-variété :

a) Épillets latéraux à courtes barbes : *atricornutum* (Körn.) Mansf,

(1) *Atterbergii* Körn, placée par Körnicke chez *distichum* L, mais ressemblant beaucoup à *haxtoni* Körn. lors de la floraison (40), peut également (34) être considérée comme sous-variété de 145 : *nutans* Schubl.

(2) Variété signalée antérieurement par Atterberg sous l'appellation *furcatum album muticum vulgare* ; épillets latéraux parfois trifurqués (10).

(3) Peut aussi être classée comme sous-variété de 149.

(4) La variété 78 est considérée comme ancienne au tableau VI parce que Mansfeld (45) donne de « *atricornutum* » Körn. une description qui en fait une sous-variété de 78.

79. — *cornutum* SCHRADER, *96*.

Sous-variétés :

a) Caryopses verts : *cornutiforme* ABERG.

b) Tous épillets trifurqués, capuchons sur courtes barbes, capuchons des épillets latéraux emmanchés sur barbes plus courtes que celles des épillets centraux. Toutes barbes de longueur (en moyenne) supérieure à 1 cm ; caryopse jaune : *mongolicum* (VAV. et ORL) MANSF. (1)

c) Comme *b*, sauf pour la couleur du caryopse ; caryopse vert : *urgaïcum* (VAV. et ORL) MANSF. (1)

d) Comme *b*, sauf pour la longueur des barbes des épillets latéraux qui reste inférieure à 1 cm ; caryopse jaune : *chalunicum* (VAV. et ORL.) MANSF.

e) Comme *d*, sauf pour la couleur du caryopse ; caryopse vert : *sessilifurcatum* (VAV. et ORL.) MANSF.

80. — *subaethiops* KRÖN. *895*.

81. —

82. —

83. —

Sous-variété :

a) Très courtes barbes aux épillets centraux : ***abdelkebiri*** GRIL. *897*.

84. —

85. —

Sous-variétés :

a) Barbes courtes aux épillets centraux : ***brevilatihaxtoni*** GRIL. *763*.
b) Comme « *a* », mais barbes lisses : ***abbesi*** GRIL. *762*.
c) Tous épillets barbus : ***pseudolatihaxtoni*** GRIL. *741, 742*.

86. — *latimortoni* GRIL. *922*.

87. —

Sous-variété :

a) Tous épillets barbus : ***kerkourii*** GRIL. *987*.

(1) Peut aussi être considérée comme sous-variété de 7.

88. — *latinudimortoni* GRIL. (1).

Sous-variétés :

a) Tous épillets barbus : ***dufressei*** GRIL. *988.*
b) Épillets latéraux non fructifères : *giscardi* GRIL. (2).

89. — *lativersifurcatum* GRIL. *990.*

Sous-variété :

a) Tous épillets trifurqués (glumes également) : ***latisubcornutum*** GRIL. *750, 751.*

90. — *mayeri* GRIL. *753, 758.*

Sous-variété :

a) Tous épillets trifurqués (glumes également) : ***latiatricornutum*** GRIL. *755, 757.*

91. —

Sous-variété :

a) Tous épillets trifurqués (glumes également) : ***heinrichseni*** GRIL. *1087.*

92. —

93. — *nosmaii* GRIL. *672, 993.*

Sous-variétés :

a) Barbes très courtes aux épillets centraux : ***subnosmaii*** GRIL *761, 912.*
b) Barbes très courtes et lisses aux épillets centraux : ***glabrisubnosmaii*** GRIL. *764.*
c) Glumes des épillets centraux trifurquées : ***moussaï*** GRIL. *989.*

94. —

Sous-variétés :

a) Barbes très courtes aux épillets centraux : ***ruizi*** GRIL. *745.*
b) Barbes très courtes et lisses aux épillets centraux : ***glabriruizi*** GRIL. *924.*

95. —

96. —

(1) Cette variété a été antérieurement signalée par ATTERBERG (10) sous l'appellation : *macrolepis nigronudum muticum vulgare* ATTERB .

(2) Forme signalée par ATTERBERG sous l'appellation : *macrolepis nigronudum muticum nutans* (10). Peut aussi être considérée comme sous-variété de 160.

b) *Transiens* Körn sl. (Variétés 97 à 120)

97. — *transiens* Körn. *1092.*

Sous-variétés :

a) Épillets centraux à barbes courtes : *japonicum* Vav. et Orl.
b) Tous épillets barbus (épillets latéraux à barbes courtes) : *niponnicum* Vav. et Orl. *715.*

98. —

Sous-variété :

a) Épillets latéraux non fructifères : *de laramberguei* Gril. (1).

99. — *nuditransiens* Körn. *1090.*

Sous-variétés :

a) Barbes courtes aux épillets centraux : *nudijaponicum* Vav. et Orl. *944.*
b) Tous épillets barbus, barbes courtes aux épillets latéraux : *nudiniponnicum* Vav. et Orl.
c) Comme « *b* », glumelles et caryopses violets : *chungense* Aberg.
d) Épillets latéraux non fructifères : *loisili* Gril. (2).

100. — *nudinigritansiens* Gril. *899.*

101. — *anomalum* (Körn.) Mansf. *937.*

102. — *nigrianomalum* Gril. *938.*

103. — *gymnomalum* Körn. *939.*

Sous-variété :

a) Glume externe des épillets latéraux large : *heterogymnomalum* Gril. *842* (3).

104. —

Sous-variété :

a) Tous épillets trifurqués : ***de witteae*** Gril. *941.*

(1) Forme signalée par Atterberg sous l'appellation : *commune nigrum muticum erectum* (10). Peut aussi être considérée comme sous-variété de 170.
(2) Forme signalée par Atterberg sous l'appellation : *commune nudum muticum erectum* (10). Peut aussi être considérée comme sous-variété de 171.
(3) Forme reçue de la Station Nationale Agronomique de Sacavem (Portugal) sous nº 4273.

105. — *tonsotransiens* GRIL. *717, 719.*

Sous-variété :

a) Très courtes barbes aux épillets centraux : ***subtonsotransiens*** GRIL. *721.*

106. —

107. —

Sous-variété :

a) Très courtes barbes aux épillets centraux : ***subtonsonuditransiens*** GRIL. *952.*

108. —

109. —

110. —

Sous-variétés :

a) Barbes courtes aux épillets centraux : ***latinigrijaponicum*** GRIL. *1084.*

b) Tous épillets barbus : ***pseudolatinigritransiens*** GRIL. *735.*

111. —

Sous-variété :

a) Tous épillets barbus : ***pseudolatinuditransiens*** GRIL. *972.*

112. —

Sous-variété :

a) Tous épillets barbus : ***ferréi*** GRIL. *1091, 1093.*

113. — *micallefi* GRIL. *975* (1).

114. —

115. —

Sous-variété :

a) Tous épillets et toutes glumes trifurquées : ***faresi*** GRIL. *976.*

116. —

117. —

Sous-variétés :

a) Barbes très courtes aux épillets centraux : ***hassani*** GRIL. *985.*

b) Comme « *a* », et épillets latéraux très réduits : ***bachiri*** GRIL. *980.*

(1) Épillets latéraux mutiques, mais les glumes des épillets centraux et la glume externe des épillets atéraux de la lignée *975* sont trifurquées.

118. — *cudelae* GRIL. *983.*

Sous-variétés :

a) Très courtes barbes aux épillets centraux (épillets latéraux mutiques) : ***subcudelae*** GRIL. *1082.*

b) Comme « *a* », mais barbes lisses : ***glabricudelae*** GRIL. *986, 1071.*

119. —

120. —

c) *Cazalae* GRIL. s. l. (Variétés 121 à 144)

121. — *pavoninum* (KÖRN.) MANSF.

Sous-variété :

a) Glume externe des épillets latéraux large, épillets latéraux inférieurs stériles et « *muticum* » (ATTERB.), supérieurs fertiles et « *rostratum* » (ATTERB.) : *heteropavoninum* GRIL. (1).

122. — *nigripavoninum* GRIL. *945.*

Sous-variété :

a) Barbes courtes aux épillets centraux, épillets latéraux mutiques et très réduits : ***brevinigripavoninum*** GRIL. *934.*

123. — ***nudipavonnium*** GRIL. *712, 713, 768.*

Sous-variétés :

a) Tous épillets barbus : ***pseudonudipavoninum*** GRIL. *696.*

b) Glume externe des épillets latéraux large : *heteronudipavoninum* GRIL. *838* (2).

c) Épillets latéraux stériles : *bryssini* GRIL. (3)

124. —

125. — *furcatopavoninum* GRIL. *926.*

126. —

127. —

128. —

(1) Forme signalée par ATTERBERG (10) sous l'appellation : *heterolepis album rostratum zeocrithum.*
(2) Forme reçue de la Station Nationale Agronomique de Sacavem (Portugal) sous n° 4237.
(3) Forme signalée par ATTERBERG sous l'appellation : *commune nudum muticum zeocrithum* (10) admise ici comme affine de la variété 123 qui est de ce fait considérée comme ancienne sur le tableau VI. Toutefois cette sous-variété peut aussi être considérée comme affine de 195.

129. — *tonsopavoninum* GRIL. *711, 932.*

Sous-variétés :

a) Très courtes barbes aux épillets centraux (épillets latéraux mutiques) : ***subtonsopavoninum*** GRIL. *714, 902.*

b) Glumelles velues : ***villosum*** GRIL. et CAZ. *701, 702.*

130. —

Sous-variétés :

a) Très courtes barbes aux épillets centraux (épillets latéraux mutiques) : ***subnigritonsopavoninum*** GRIL. *935.*

b) Comme « *a* », et glumelles velues. : ***subnigrivillosum*** GRIL. et CAZ. *933.*

131. —

Sous-variété :

a) Très courtes barbes aux épillets centraux (épillets latéraux mutiques) : ***subnuditonsopavoninum*** GRIL. *931.*

132. —

133. — *cazalae* GRIL. *1083.*

134. —

135. —

Sous-variété :

a) Tous épillets barbus : ***pseudonudicazalae*** GRIL. *959.*

136. — *nigrinudicazalae* GRIL. *973.*

137. — *furcatocazalae* GRIL. *960.*

138. —

139. —

140. —

Sous-variétés :

a) Tous épillets et toutes glumes trifurquées : ***kerveganti*** GRIL. *964.*

b) Capuchons des épillets centraux sur barbes très courtes et lisses : ***naudéi*** GRIL. *1102.*

141. — *tonsocazalae* GRIL. *734, 910, 982.*

Sous-variété :

a) Très courtes barbes aux épillets centraux (épillets latéraux mutiques) : ***subtonsocazalae*** GRIL. *970.*

142. — *nigritonsocazalae* GRIL. *694, 736, 904.*

Sous-variétés :

a) Barbes très courtes aux épillets centraux (épillets latéraux mutiques) : ***subnigritonsocazalae*** GRIL. *967.*

b) Comme « *a* » mais barbes lisses : ***forestieri*** GRIL. *651* (1).

c) Glumelles panachées (noir et blanc), épillets latéraux souvent stériles : ***perreti*** GRIL. *966.*

143. —

144. —

B — *H. Distichum* LAM. (variétés 145 à 288)

I — *Nutantes* R. REGEL (variétés 145 à 216)

a) *Nutans* SCHUBL. sl. (variétés 145 à 168)

145. — *nutans* SCHUBL. ss. *250, 253, 846.*

Sous-variétés :

a) Épi composé : *compositum* KÖRN.
b) Barbes courtes : *subnutans* ORL.
c) Barbes lisses : *medicum* KÖRN. (2) *277.*
d) Barbes courtes et lisses : *glabrisubnutans* ORL.
e) Glumelles orangées : *ucrainicum* BAOUM.
f) Glumelles orangées et barbes lisses : *aurantiacum* BAOUM.
g) Glumelles violettes : *hypianthinum* KÖRN.
h) Caryopses bleuâtres : *canescens* K. H.

146. — *nigricans* SER.

Sous-variétés :

a) Barbes lisses : *persicum* KÖRN. *321.*
b) Barbes claires : *nigrescens* KÖRN. *33.*
c) Barbes claires et lisses : *bolimi* KÖRN.
d) Glumelles noires et orangées, barbes lisses : *bicolor* BAOUM.
e) Épillets centraux noirs, latéraux clairs : *pictum* K.H.

(1) Quelques glumes externes des épillets latéraux de la lignée *651* sont larges (caractère « *heterolepis* » très peu marqué).

(2) Cette sous-variété pourrait porter le nom de *rigens* K. H. (15) adopté d'ailleurs par ALVAREZ (9), *medicum* étant considérée comme une autre sous-variété à barbes lisses, mais à grains bleuâtres (d'après KÖRNICKE). Il semble cependant aussi difficile de distinguer *medicum* de *rigens* que *coerulescens* de *pallidum*. En outre, l'usage (3,45) a consacré « *medicum* » employé par ORLOV et par MANSFELD dans le sens qui lui est donné ici.

147. — *nudum* L. *430.*

Sous-variétés :

a) Épi composé : *subcompositum* (Körn.) Mansf.
b) Barbes courtes : *subnudum* Orl.
c) Glumelles inférieures portant 3 barbes : *trisetum* Gril. (1).
d) Barbes lisses : *glabrinudum* Vav. *438.*
e) Barbes courtes et lisses : *solitarium* Vav. et Orl.
f) Glumelles grisâtres, caryopses vert obscur à noir brunâtre. : *griseinudum* Vav. et Orl.
g) Glumelles grisâtres, caryopses brunâtres clairs : *brunneinudum* Vav. et Orl.
h) Glumelles et caryopses violets : *ianthinum* Körn.
i) Glumelles velues : ***pilonudum*** Gril. et Caz. *1010.*
j) Caryopses bleu-gris : *rossii* Körn. (2).
k) Caryopses verts : *viride* Vav. et Orl.

148. — *nigrinudum* (Vav.) Orl. *308, 399.*

Sous-variété :

a) Barbes lisses : *djimmaïcum* Orl. *400.*

149. —*angustispicatum* Körn.

Sous-variétés :

a) Capuchons sur courtes barbes : *parvihamatum* K. H.
b) Glumelles orangées : *aurantiospiculatum* Baoum.

150. — *rimpaui* Wittm. *1012.*

151. — *nudifurcatum* (R. Reg.) Mansf.

152. — *nigrilaxum* (Harlan) Gril.

153. — *inerme* Körn. *239.*

Sous-variété :

a) Paléole (glumelle interne) remplacée par deux organes latéraux : non dénommée, voir Bibliographie (24).

154. — *decussatum* Körn.

Sous-variété :

a) Barbes très courtes : *nigrosubinerme* K. H.

(1) Cette variété, connue sous le nom de « triple awn lemma » (61) n'avait pas reçu jusqu'à ce jour de désignation latine, alors qu'elle paraît mériter le rang de sous-variété au moins autant que les formes à barbes courtes ou à barbes lisses. C'est pourquoi nous proposons pour elle l'appellation « *trisetum* ». Elle porte une barbe normale assez courte, épineuse, de laquelle se détache de chaque côté, à quelques millimètres de sa base une barbe latérale plus courte (de moitié au moins) et plus fine. La séparation entre la barbe centrale et chacune de ses barbes latérales se trouve apparemment au sommet des nervures latérales dorsales de la glumelle.

(2) *Rossii* Körn est classée par Beaven comme « *zeocrithum* » nue à épis à bords parallèles (*erecto-nudum*), à caryopses bleu-gris.

155. — *duploalbum* KÖRN.

156. — *duploatrum* KRÖN.

Sous-variété :

a) Glumelles gris-noirâtre sale : *greseinudiinerme* (HOFFMANN et GIESSEN) SCHULTE.

157. — *dubium* KORN.

Sous-variétés :

a) Glumes très larges à barbes longues : *miègei* GRIL (1). *276.*
b) Barbes lisses : *syriacum* VAV. et ORL. *423.*
c) Caryopses violets : *körnickei* K. H.

158. — *braunii* KÖRN. *1027.*

159. — *colonicum* ORL.

Sous-variété :

a) Glumelles jaune foncé à violet, caryopses violacés : *nudidubium* KÖRN.

160. — *nigrinudidubium* VAV.

161. —

162. —

163. —

164. —

165. —

166. —

167. —

168. —

b) *Erectum* SCHÜBL. sl. (variétés 169 à 192)

169. — *erectum* SCHÜBL ss. *35, 442, 771, 997* (2).

Sous-variétés :

a) Épi composé (épillets latéraux formant des épis secondaires) : *krausianum* WITTM.
b) Barbes courtes : *suberectum* ORL.
c) Barbes lisses : *glabrierectum* VAV. *289, 879.*
d) Glumes étroites aux épillets centraux, glumes externes des épillets latéraux fréquemment larges : *heterolepis* KÖRN.
e) Comme « *d* » et barbes lisses : *leïoheterolepis* (VAV.) MANSF.

(1) Variété décrite par E. MIEGE (48 *bis*) sous l'appellation « *distichum macroglumis* E. M. ». Nous proposons l'appellation *miègei* GRIL. plus brève et qui évite toute confusion avec celle de la sous-variété A 13 *a* (*macroglumis* E. M.).

(2) La lignée 997 a des épillets latéraux de dimensions très réduites.

170. — *contractum* KÖRN. *1002, 1003.*

Sous-variété :

a) Barbes lisses : *glabricontractum* VAV.

171. — *neogenes* KÖRN. *303, 1005.*

Sous-variétés :

a) Barbes courtes : *subneogenes* ORL.
b) Barbes courtes et lisses : *insularum* VAV. et ORL.
c) Caryopses verts : ***chloroneogenes*** GRIL. *999.*
d) Glume externe des épillets latéraux large : *beijerincki* (KÖRN.) MANSF.

172. — *nudicontractum* GRIL. *1007.*

173. — *latispicatum* (KÖRN.) MANSF.

174. —

175. — *angustissimum* (KÖRN.) ALV.

176 à 180. —

181. —

Sous-variétés :

a) Glumes des épillets centraux très larges et barbues, celles des épillets latéraux mutiques ou aristées (arêtes fines et souples) : *gustafssoni* MANSF.
b) Comme « *a* », et barbes lisses : *freislebenii* MANSF. *1022.*

182. (1) — ***laticontractum*** GRIL. *1024.*

Sous-variétés :

a) Barbes lisses : ***glabrilatricontractum*** GRIL. *1023.*

b) Glumes étroites aux épillets centraux, larges aux épillets latéraux : *nigriheterolepis* VAV.

183 à 192. —

c) *Zeocrithum* L sl. (variétés 193 à 216)

193. — *zeocrithum* L. *4, 442, 765.*

Sous-variétés :

a) Épis à rachis ramifié : *thomaei* MANSF.
b) Barbes assez courtes : *subzeocrithum* ORL.
c) Barbes courtes : *rarum* VAV. et ORL.
d) Barbes lisses : *palestinicum* VAV. et ORL.
e) Barbes assez courtes et lisses : *glabrisubzeocrithum* ORL.
f) Barbes courtes et lisses : *glabrispicatum* VAV. et ORL
g) Glume externe large aux épillets latéraux : *heterozeocrithum* GRIL. (2).

(1) La variété 182 a été portée au tableau VI comme anciennement connue en raison de la sous-variété *nigriheterolepis* VAV., mais la variété typique a été obtenue à Rabat.

(2) Appellation abrégée proposée pour désigner cette forme signalée par E. MIEGE comme *zeocrithum heterolepis*.

194. — *melanocrithum* KÖRN.

195. — *gymnocrithum* KÖRN. *1000.*

Sous-variétés :

a) Glumelles velues : ***pilogymnocrithum*** GRIL. et CAZ. *1004.*

b) Caryopse foncé : ***pariesae*** GRIL. *998.*

196. —

197. — *triangulare* (KÖRN.) MANSF.

198. —

199. — *mansfeldi* [1] GRIL.

200. —

201. —

202. — *tonsomelanocrithum* GRIL. *1001, 1108.*

203. —

204. —

205. — *latizeocrithum* GRIL. *1016, 1103.*

Sous-variété :

a) Barbes lisses : ***glabrilatizeocrithum*** GRIL. *1021.*

206. — *zeomixtum* GRIL. *1017, 1018.*

Sous-variété :

a) Barbes lisses : ***glabrizeomixtum*** GRIL. *1019.*

207 à 216. —

II — *Deficientes* R. REG. (variétés 217 à 288)

a) *Deficiens* STEUD. sl. (variétés 217 à 240)

217. — *deficiens* STEUD. *291, 401, 795.*

Sous-variétés :

a) Épi composé (épillets centraux de base formant épis secondaires) : *hochstetteri* MANSF.

b) Barbes lisses : *glabrideficiens* VAV.

c) Glumelles brunes : *seringei* KÖRN.

[1] Nom nouveau proposé pour *körnickei* MANSF. (non K. H.), terme déjà pris par Karl HANSEN pour désigner A 157 b.

218. — *steudelii* Körn. *292, 403, 796.*

Sous-variété :

a) Barbes lisses : *subglabrum* K. H.

219. — *nudideficiens* Körn. *402, 797.*

Sous-variétés :

a) Épis à rachis ramifié : *nudiramulosum* Vilm.
b) Glumelles et caryopses violets : *vivescens* K. H.
c) Caryopses verts : *daghestanicum* Vav. et Orl.

220. — *decorticatum* Körn. *257, 799, 1043.*

221. — *triceros* Körn. *18, 693, 802.*

222. — *tridax* Körn. *804, 806* (1).

223. — *sublaxum* Körn. *1099.*

Sous-variété :

a) Caryopses brunâtres : *serratum* K. H.

224. — *gymnospermum* Körn. *1044, 1045.*

225. — *subinerme* Körn.

226. — *subdecussatum* Körn.

227. — *subduploalbum* Körn.

228. — *subduploatrum* Körn.

229. — *abyssinicum* Ser. *404, 829, 830.*

Sous-variétés :

a) Glumes des épillets centraux aussi larges et barbues que les glumelles : *rehmii* Körn.
b) Barbes lisses : ***glabriabyssinicum*** Gril. *814.*
c) Caryopses gris-violet : *pseudoabyssinicum* (Körn.) Mansf.

230. — *macrolepis* A. Br. *259, 832.*

Sous-variétés :

a) Glumes très larges et barbues : ***hervei*** Gril. *1058.*
b) Barbes lisses : *leïomacrolepis* R. Reg.

(1) Les lignées *804* , *806* ont souvent des capuchons fertiles (grain supplémentaire logé dans le capuchon).

231. — *nudi-abyssinicum* GRIL. *833.*

232. — *nudimacrolepis* GRIL. *1028.*

233. — *furcatoabyssinicum* GRIL. *695.*

234. — *furcatomacrolepis* K. H. *686, 687.*

235. — *latisublaxum* GRIL. *1059, 1089.*

236. — *latigymnospermum* GRIL. *1060.*

237. —

238. —

239. —

240. —

b) *Africanum* VAV. sl. (Variétés 241 à 264)

241. — *africanum* (VAV.) MANSF.

242. — *copticum* (VAV.) [1] MANSF. *791.*

243. — *nudiafricanum* GRIL. *792, 793.*

244. — *africanodecorticatum* GRIL. *1034, 1036.*

Sous-variété :

a) Barbes courtes et lisses : ***de saint-pauli*** GRIL. *1035.*

245. — *africanotriceros* GRIL. *1074.*

Sous-variété :

a) Capuchons sur barbes courtes et lisses : ***kaddouri*** GRIL. *1037.*

246. — *africanotridax* GRIL. *1038, 1073.*

247. — *africanosublaxum* GRIL. *1031, 1040.*

248. — *africanogymnospermum* GRIL. *1041, 1096.*

249. —

250. —

251. —

252. —

253. — *eritreicum* ORL.

Sous-variété :

a) Barbes lisses : ***glabrieritreicum*** GRIL. *1014.*

[1] Cette variété avait été signalée par ATTERBERG (10) sous l'appellation : *commune nigrum deficiens erectum* synonyme de *deficiens densum nigrum* VOSS.

254. — *asmaricum* ORL. *323.*

Sous-variété :

a) Barbes lisses : *meneliki* VAV. *817, 1051.*

255. — *boeufi* GRIL. *819.*

256. — *soulmagnoni* GRIL. *821, 825.*

257. — *lefevrei* GRIL. *1052.*

258. — *elghorfii* GRIL *1078.*

259. — *abergi* GRIL. *1054, 1055.*

260. — *duponti* GRIL. *1056, 1095.*

261 à 264. —

c) *Zeocrithideficiens* VAV. sl. (Variétés 265 à 288)

265. — *zeocrithideficiens* VAV. *780.*

Sous-variété :

a) Barbes courtes : ***subzeocrithideficiens*** GRIL. *778, 1085.*

266. — *zeocrithisteudelii* GRIL. *1029.*

267. — *zeocrithinudideficiens* GRIL. *783, 784.*

268. — *zeocrithidecorticatum* GRIL. *1030.*

269. — *zeocrithitriceros* GRIL. *786, 787.*

270. —

271. —

272. — *zeocrithigymnospermum* GRIL. *1032, 1033.*

273. —

274. —

275. —

276. —

277. —

Sous-variété :

a) Barbes courtes : ***naini*** GRIL. *808.*

278. — *boudyi* GRIL. *810, 811.*

Sous-variétés :

a) Barbes courtes : ***grimaldii*** GRIL. *809.*
a) Barbes lisses : ***pasqualinii*** GRIL. *812.*

279. — *maleti* GRIL. *1046, 1101.*

280. — *kocheri* GRIL. *1047.*

281. — *sauvagei* GRIL. *1079.*

282. — *crepini* GRIL. *1048.*

283. — *bustarreti* GRIL. *1049.*

284. — *ferrui* GRIL. *1050.*

285. —

286. —

287. —

288. —

C — *Hordeum irregulare* ABERG et WIEBE

La liste qui suit ne comprend que les formes qu'il nous a été possible de voir et de cultiver. Les noms sont formés suivant la règle de nomenclature préconisée par ORLOV (3).

1. — 217. *pallidum-deficiens 334.*

219. — 3. *nudideficiens-coeleste* *798.*

256. — 40. *soulmagnoni-subatrispicatum* *820.*

E — INDEX ALPHABÉTIQUE DES SOUS-ESPÈCES, VARIÉTÉS ET SOUS-VARIÉTÉS DE L'ESPÈCE *Hordeum Sativum* JESSEN.

Ne figurent pas dans cet index les formes appartenant à la sous-espèce *H. irregulare* ABERG et WIEBE, dont l'inventaire n'a pas encore été fait, et dont les appellations ont été prévues par ORLOV suivant la méthode précédemment indiquée.

Dans le présent index, le nom de chaque forme est suivi du numéro de la case correspondante du tableau VI, numéro qu'elle porte également dans la liste précédente.

Lorsqu'il s'agit d'une sous-variété, ce numéro est précédé de la lettre majuscule A (forme « affine ») et suivi de la lettre minuscule qui la désigne dans la liste précédente.

Si la variété a été obtenue à Rabat au cours de nos travaux, son numéro est imprimé en caractère gras.

S'il s'agit d'une sous-variété également obtenue à Rabat, la lettre majuscule A et la lettre minuscule annonçant cette sous-variété sont imprimées en caractère gras (ainsi que le numéro si la variété à laquelle on peut la rattacher a été elle-même créée à Rabat ou bien si la variété « typique » n'existe pas encore ou n'a pas encore été trouvée).

Lorsque la variété typique a été obtenue à Rabat alors qu'au tableau VI la case correspondante est occupée par un numéro de variété ancienne (caractères non gras) du fait qu'il existait une sous-variété affine, le nom de cette sous-variété est, dans la liste suivante, suivi du numéro, en caractères gras, de la variété typique, numéro encadré par la lettre majuscule A et la lettre minuscule correspondant à la sous-variété, ces deux lettres n'étant pas en caractères gras.

L'auteur signale que les préfixes *duplo, nigro, nudo* (39, 40), employés par les auteurs déjà anciens sont généralement remplacés, chez les auteurs contemporains (3, 34) par *dupli, nigri, nudi*. On les trouvera, dans la liste qui suit, sous l'une ou l'autre de ces deux formes.

abbesi GRIL. **A 85 b**
abdelkebiri GRIL. **A 83 a**
abergi GRIL. **259**
abyssinicum SER. 229
addis-abebae VAV et ORL. A **28** *a*
aethiopicum ORL. A 16 *a*
aethiops KÖRN. 8
afgahanicum VAV. A 1 *b*
africanodecorticatum GRIL. **244**
africanogymnospermum GRIL. **248**
africanosublaxum GRIL. **247**
africanotriceros GRIL. **245**
africanotridax GRIL. **246**
africanum VAV. sl. 241 à 264
africanum VAV. ss. 241
amaricum ORL. A 15 *a*
angustispicatum KÖRN. 149
angustissimum (KÖRN.) ALV. 175
ankoberense VAV. et ORL. A 27 *c*
anomalum KÖRN. 101
asiaticoides MANSF. A 3 *i*
asiaticum VAV. A 3 *c*
asmaricum ORL. 254
atratum VAV. et ORL. A 74 *a*
atricornutum (KÖRN). MANSF. A 78 *a*
atrospicatum KÖRN. 14
atroviolaceum MANSF. A 4 *c*
atrum KÖRN. 6
atterbergii KORN. A 73 *c*
aurantiacum BAOUM. A 145 *f*
aurantiopaleatum BAOUM. A 1 *i*
aurantiospiculatum BAOUM. A 149 *b*
bachiri GRIL. **A 117 b**
beijerincki KÖRN. A 171 *d*
bicolor BAOUM. A 146 *d*
bœufi GRIL. **255**
bolimi KÖRN. A 146 *c*
boudyi GRIL. **278**
bourgesi GRIL. **68**
brachyatherum (KÖRN.) ORL. A 49 *e*
brachyurum ALEF. A 49 *b*
braunii KÖRN. 158
breviaristatum VAV. A 1 *e*
brevilatihaxtoni GRIL. **A 85 a**
brevinigripavoninum GRIL. **A 122 a**
brevinudimortoni GRIL. **A 76 a**
brevisetum R. REG. A 27 *a*
brevispicatum VAV. et ORL. A 49 *f*
broussardae GRIL. A 37 *a*
brunneinudum VAV. et ORL. A 147 *g*
bryssini GRIL. A 123 *c*
bustarreti GRIL. **283**

canescens K. H. A 145 *h*
cazalae GRIL. sl. 121 à 144
cazalae GRIL. ss. **133**
chalunicum VAV. et ORL. A 79 *d*
chinense VAV. et ORL. 33
chitralicum (FREISL.) MANSF. A 1 *c*
chloroneogenes GRIL. **A 171 c**
chungense ABERG. A 99 *c*
coeleste L. 3
cœrulescens SER. A 1 *g*
coehenae GRIL. **46**

colonicum ORL. 159
compactum KÖRN. 53
compositum KÖRN. A 145 *a*
contractum KÖRN. 170
copticum VAV. 212
cornui GRIL. **A 58 a**
cornutiforme ABERG. A 79 *a*
cornutum SCHRADER. 79
crepini GRIL. **282**
crispicapillum KÖRN. A 3 *a*
crispum KÖRN. A 1 *a*
cucullatum KÖRN. A 5 *b*
cudelae GRIL. **118**

daghestanicum VAV. et ORL. A 219 *c*
decorticatum KÖRN. 220
decussatum KÖRN. 154
deficiens STEUD. sl. 217 à 240
deficiens STEUD. ss. 217
deficientes R. REG. 217 à 288
dejiciens ATTERB. A 25 *c*
difalcoi GRIL. **66**
distichum LAM. 145 à 288
djimmaïcum ORL. A 148 *a*
dubium KÖRN. 157
dufressei GRIL. **A** 88 **a**
dundar-beyi ZHUK. 57
duploalbum KÖRN. 155
duploatrum KÖRN. 156
duplonigrum KÖRN. 4
duponti GRIL. **260**

elghorfii GRIL. **258**
elkarii GRIL. **A 58 b**
erectum SCHÜBL. sl. 169 à 192
erectum SCHÜBL. ss. 169
eritreicum ORL. 253
euryhypatherum ORL. A 25 *f*
eurylepis KÖRN. 37

faresi GRIL. **A 115 a**
ferrei GRIL. **A 112 a**
ferrui GRIL. **284**
forestieri GRIL. **A 142 b**
fouryi GRIL. **41**
freislebenii MANSF. A 181 *b*
furcato-abyssinicum GRIL. **233**
furcato-cazalae GRIL. **137**
furcato-macrolepis K. H. 234
furcatoparallelum GRIL. **29**
furcato-pavoninum GRIL. **125**

giloti GRIL. **A 35 a**
giscardi GRIL. A 88*b*
glabriabyssinicum GRIL. **A** 229 **b**
glabriasiaticum VAV. A 3 *d*
glabribrevisetum R. REG. A 27 *b*
glabricoeleste VAV. A 3 *b*
glabricontractum VAV. A 170 *a*
glabricudelae GRIL. **A 118 b**
glabrideficiens VAV. A 217 *b*
glabriduplinigrum VAV. A 4 *a*
glabrierectum VAV. A 169 *c*
glabrieritreicum GRIL. **A** 253 **a**
glabrigracilius ORL. A 26 *a*
glabrilaticontractum GRIL. **A** 182 **a**
glabrinudum VAV. A 147 *d*
glabriparallelum ORL. A 25 *d*
glabrilatizeocrithum GRIL. **A 205 a**
glabripyramidatum VAV. A 49 *g*
glabriruizi GRIL. **A 94 b**
glabrispicatum VAV. et ORL. A 193 *f*
glabrisubnosmaïi GRIL. **A 93 b**
glabrisubnutans ORL. A 145 *d*
glabrisubzeocrithum ORL. A 193 *a*
glabrizeomixtum GRIL. **A 206 a**
gobicum VAV. et ORL. A 7 *b*
gracilius KÖRN. 26
greseinudiinerme (HOFFMANN et GIESSEN) SCHULTE A 156 *a*
grimaldii GRIL. **A 278 a**
griseinigrum VAV. et ORL. A 3 *f*
griseinudum VAV. et ORL. A 147 *f*
gustafssoni MANSF. A 181 *a*
gymnocrithum KÖRN. 195
gymnomalum KÖRN. 103
gymnospermum KÖRN. 224

hadaka VAV. et ORL. A 27 *f*
hangaïcum VAV. et ORL. A 27 *d*
harlani VAV. et ORL. A 73 *a*
hassani GRIL. **A 117 a**
haxtoni KÖRN. sl. 73 à 96
haxtoni KÖRN. ss. 73
heinrichseni GRIL. **A 91 a**
hervei GRIL. **A** 230 **a**
heterogymnomalum GRIL. A 103 *a*
heterolepis KÖRN. A 169 *d*
heteronudipavoninum GRIL. A 123 *b*
heteropavoninum GRIL. A 121 *a*
heterozeocrithum GRIL. A 193 *g*
heuzei KÖRN. A 1 *f*
hexastichum L. sl. 49 à 72

hochstetteri MANSF. A 217 *a*
hosfordianum WITTM. 5
hybridum K. H. A 77 *b*
hymalayense RITTIG. A 3 *g*
hypatherum VAV. et ORL. A 25 *b*
hypianthinum KÖRN. A 145 *g*

ianthinum KÖRN. A 147 *h*
ibericum VAV. et ORL. A 61 *a*
inerme KÖRN. 153
insularum VAV. et ORL. A 171 *b*
intermedium (KÖRN. sl.) GRIL. 73 à 144
irregulare ABERG. et WIEBE. voir page. 509
japonicum VAV. et ORL. A 97 *a*

kaddouri GRIL. **A 245 a**
kerkourii GRIL. **A 87 a**
kerveganti GRIL. **A 140 a**
kobdicum VAV. et ORL. A 7 *a*
kocheri GRIL. **280**
körnickei K. H. (non MANSF.) A 157 *c*
krausianum WITTM. A 169 *a*

lacroixae GRIL. **31**
lamarum ABERG. A 11 *a*
laramberguei (*de*) GRIL. A 98 *a*
latiaethiops GRIL. **20**
latiatricornutum GRIL. **A 90 a**
latiatrum GRIL. **18**
latibrevisetum VAV. et ORL. A 39 *b*
laticontractum GRIL. 182
latifurcatum GRIL. **19**
latiglumatum KÖRN. 13
latigymnospermum GRIL. **236**
latihosfordianum GRIL. **17**
latimortoni GRIL. **86**
latinigrijaponicum GRIL. **A 110 a**
latinigritonsum GRIL. **22**
latinudimortoni GRIL. 88
latinudipyramidatum VAV. et ORL. 63
latipyramidatum GRIL. 61
latirevelatum VAV et ORL. A 39 *a*
latischimperianum GRIL. 62
latispicatum (KÖRN.) MANSF. 173
latisubcornutum GRIL. **A 89 a**
latisublaxum GRIL. **235**
latitonsum GRIL. **21**
lativersifurcatum GRIL. **89**
latizeocrithum GRIL. **205**
lefevrei GRIL. **257**
leïoheterolepis VAV. A 169 *e*
leïomacrolepis R. REG. A 230 *b*
leïorrhynchum KÖRN. A 2 *a*
loisili GRIL. A 99 *d*
luciusi GRIL. **A 34 a**

macroglumis E. M. A 13 *a*
macrolepis A. BR. 230
macroterum ALEF. A 49 *a*
malençoni GRIL. **42**
maleti GRIL. **279**
mansfeldi GRIL. 199
mayeri GRIL. **90**
medicum (KÖRN.) GRIL. A 145 *c*
melanocrithum KÖRN. 194
meneliki VAV. A 254 *a*
menereti GRIL. **A 22 a**
micallefi GRIL. **113**
micrurum VAV. et ORL. A 51 *c*
miégei GRIL. A 157 *a*
mongolicum VAV. et ORL. A 79 *b*
mortoni KÖRN. 74
moussai GRIL. **A 93 c**
mutilatum K. H. A 74 *c*

naini GRIL. **A 277 a**
nanum VAV. et ORL. A 51 *b*
naudei GRIL. **A 140 b**
neogenes KÖRN. 171
nicaisei GRIL. **A 59 a**
nigrescens KÖRN. A 146 *b*
nigrianomalum GRIL. **102**
nigriaxumicum GRIL. 16
nigricans SER. 146
nigriheterolepis VAV A 182 *b*
nigrilaxum (HARLAN) GRIL. 152
nigrinudicazalae GRIL. **136**
nigrinudidubium VAV. 160
nigrinudum (VAV.) ORL. 148
nigripavoninum GRIL. **122**
nigripallidum R. REG. A 2 *b*
nigritonsocazalae GRIL. **142**
nigritonsum KÖRN. 10
nigrosubinerme K. H. A 154 *a*
nigrum WILLD. 2
niponnicum VAV. et ORL. A 97 *b*
nosmaïi GRIL. **93**
nudiabyssinicum GRIL. **123**
nudiafricanum GRIL. **243**
nudicompactum GRIL. 55

nudicontractum GRIL. **172**
nudideficiens KÖRN. 219
nudidubium KÖRN. A 159 *a*
nudifurcatum (R. REG.) MANSF. 151
nudigracilius GRIL. **28** (1)
nudihaxtoni KÖRN. 75
nudijaponicum VAV. et ORL. A 99 *a*
nudimacrolepis GRIL. **232**
nudimortoni HARL. ss. 76
nudimutilatum K. H. A 75 *b*
nudinigritransiens GRIL. **100**
nudiniponnicum ORL. A 99 *b*
nudipavoninum GRIL. **123** (2)
nudipilohaxtoni GRIL. et CAZAL **A 75 e**
nudipyramidatum KÖRN. 51
nudiramusolum VILM. A 219 *a*
nuditonsum (KÖRN.) MANSF. 11
nuditransiens KÖRN. 99
nudum L. 147
nutans SCHÜBL. sl. 145 à 168
nutans SCHÜBL. ss. 145
nutantes R. REG. 145 à 216

palestinicum VAV. et ORL. A 193 *d*
pallidum SER. 1
parallelum KÖRN. sl. 25 à 48
parallelum KÖRN. ss. 25
pariesae GRIL. **A** 195 **b**
parvihamatum K. H. A 149 *a*
pasqualinii GRIL. **A 278 b**
pavoninum KÖRN. 121
perreti GRIL. **A 142 c**
persicum KÖRN. A 46 *a*
pictum K. H. A 146 *e*
pilochinense GRIL et CAZ. **A** 33 **b**
pilogymnocrithum GRIL. et CAZ. **A** 195 **a**
pilonudum GRIL. et CAZ. **A** 147 **i**
pilosum GRIL. et CAZ. **A** 57 **a**
pilotonsum GRIL. et CAZ. **A** 9 **b**
platylepis KÖRN. 38
polystichum DÖLL. 1 à 144
pseudoabyssinicum (KÖRN.) MANSF. A 229 *c*
pseudohaxtoni GRIL. **A 73 b**
pseudolatihaxtoni GRIL. **A 85 c**
pseudolatinigritransiens GRIL. **A 110 b**
pseudolatinuditransiens GRIL. **A 111 a**
pseudomortoni GRIL. **A** 74 **b**
pseudonudicazalae GRIL. **A 135 a**
pseudonudipavoninum GRIL. **A 123 a**
pseudotrifurcatum LANGDS. A 7 *c*
pyramidatum KÖRN. 49

rarum VAV. et ORL. A 193 *c*
recens KÖRN. A 25 *e*
rehmii (KÖRN.) MANSF. A 229 *a*
revelatum KÖRN. 27
richezi GRIL. **70**
rikotense R. REG. A 1 *d*
rimpaui WITTM. 150
rossii KÖRN. A 147 j
ruizi GRIL. **A 94 a**

saint-pauli (de) GRIL. **A 244 a**
sauvagei GRIL. **281**
schimperianum KÖRN. 50
seringei KÖRN. A 217 *c*
serratum K. H. A 223 *a*
sessilifurcatum VAV. et ORL. A 79 *e*
sikangense ABERG. A 75 *d*
sinicum VAV. et ORL. A 5 *a*
sinojaponicum VAV. et ORL. A 27 *e*
solitarium VAV. et ORL. A 147 *e*
soulmagnoni GRIL. **256**
steudelii KÖRN. 218
subaethiops KÖRN. 80
subatrispicatum VAV. 40
subatterbergii KÖRN. A 75 *a*
subchinense GRIL. **A** 33 **a**
subcompositum KÖRN. A 147 *a*
subcornutum (KÖRN.) MANSF. A 77 *a*
subcudelae GRIL. **A 118 a**
subdecussatum KÖRN. 226
subduploalbum KÖRN. 227
subduploatrum KÖRN. 228
suberectum ORL. A 169 *b*
subeurylepis MANSF. 39
subglabrum K. H. A 218 *a*
subhaxtoni KÖRN. A 75 *c*
subinerme KÖRN. 225
sublatiglumatum KÖRN. 15

(1) La variété 28 est mentionnée comme ancienne au tableau VI à cause de l'existence antérieurement signalée de sa sous-variété A 28 a (*addis-abebae* VAV. et ORL.).
(2) La variété 123 est mentionnée comme ancienne au tableau VI à cause de l'existence antérieurement signalée de sa sous-variété A 123 *c* (*bryssini* GRIL.).

sublaxum Körn. 223
subneogenes Orl. A 171 *a*
subnigritonsocazalae Gril. **A 142 a**
subnigritonsopavoninum Gril. **A 130 a**
subnigritonsum Gril. **A 10 a**
subnigrivillosum Gril et Caz. **A 130 b**
subnosmaïi Gril. **A 93 a**
subnudipyramidatum Orl. A 51 *a*
subnuditonsopavoninum Gril. **A 131 a**
subnudum Orl. A 147 *b*
subnutans Orl. A 145 *b*
subparallelum Orl. A 25 *a*
subpyramidatum Orl. A 49 *d*
subrichezi Gril. **A 70 a**
subtonsocazalae Gril. **A 141 a**
subtonsonuditransiens Gril. **A 107 a**
subtonsopavoninum Gril. **A 129 a**
subtonsotransiens Gril. **A 105 a**
subtonsum Gril. **A 9 a**
subviolaceum Körn. A 1 *h*
subzeocrithideficiens Gril. **A 265 a**
subzeocrithum Orl. A 193 *b*
syriacum Vav. et Orl. A 157 *b*

taïbae Gril. **32**
tetrastichum Körn. 1 à 24
thomaei Mansf. A 193 *a*
thyrsoïdeum K. H. A 49 *c*
tibetanum Vav. et Orl. A 4 *b*
tonsocazalae Gril. **141**
tonsomelanocrithum Gril. **202**
tonsopavoninum Gril. **129**
tonsotransiens Gril. **105**
tonsum Körn. 9
tortile (Robert) Körn. A 5 *c*
trabuti Gril. **43**
transiens Körn. sl. 97 à 120
transiens Körn. ss. 97
triangulare Körn. 197
triceros Körn. 221
tridax Körn. 222
trifurcatum Schlecht. 7
trisetum Gril. A 147 *c*

ucrainicum Baoum. A 145 *e*
uljassutaïcum Vav. et Orl. A 51 *d*
urgaïcum Vav. et Orl. A 79 *c*

versifurcatum K. H. 77
villosum Gril. et Cazal **A 129 b**
violaceum Körn. A 3 *h*
viride Vav. et Orl. A 147 *k*
vivescens K. H. A 219 *b*
vulgare Lam. 1 à 72

walpersii Körn. A 3 *e*
witteae (de) Gril. **A 104 a**

zeocrithidecorticatum Gril. **268**
zeocrithideficiens Vav. sl. 265 à 288
zeocrithideficiens Vav. ss. 265
zeocrithigymnospermum Gril. **272**
zeocrithinudideficiens Gril. **267**
zeocrithisteudelii Gril. **266**
zeocrithitriceros Gril. **269**
zeocrithum L. sl. 193 à 216
zeocrithum L. ss. 193
zeomixtum Gril. **206**

F — ANNEXE I

DÉSIGNATIONS LATINES ÉLIMINÉES DE LA LISTE PRÉCÉDENTE, OU NON RETENUES, ET LISTE ALPHABÉTIQUE DES SYNONYMES

a) Classification de Voss (66).

Voss avait adopté un système rationnel, mais dont les appellations n'ont pas été retenues par la suite. Nous en donnons ci-après, pour les principaux termes, les significations ou synonymies :

polystichum Döll. *hexastichum* L. *album* Voss = *pyramidatum* Körn.
polystichum Döll *hexastichum* L. *nigrum* Voss = *schimperianum* Körn.
polystichum Döll *parallelum* Körn. *album* Voss = *parallelum* Körn.
polystichum Döll *parallelum* Körn. *nigrum* Voss = *gracilius* Körn.
polystichum Döll *inaequale* Voss *album* Voss = *pallidum* Ser.
polystichum Döll *inaequale* Voss *nigrum* Voss = *nigrum* Willd.
polystichum Döll *cœleste* Voss. (non L) = (*cœleste* L) + (*trifurcatum* Schlecht) + (*revelatum* Körn).
distichon L. *zeocrithon* L. *album* Voss = *zeocrithum* L.
distichon L. *zeocrithon* L. *nigrum* Voss = *melanocrithum* Körn.
distichon L. *erectum* Schübl. *album* Voss = *erectum* Schübl.
distichon L. *erectum* Schübl. *nigrum* Voss = *contractum* Körn.
distichon L. *nutans* Schübl. *album* Voss = *nutans* Schübl.
distichon L. *nutans* Schübl. *nigrum* Voss = *nigricans* Ser.

deficiens Steud. *densum album* Voss = *africanum* (Vav.) Mansf.
deficiens Steud. *densum nigrum* Voss = *copticum* (Vav). Mansf.
deficiens Steud. *laxum album* Voss = *deficiens* Steud.
deficiens Steud. *laxum nigrum* Voss = *steudelii* Körn.
deficiens Steud. *platylepis* Voss (non Körn.) *album* Voss = *eritreicum* Orl. + *abyssinicum* Ser.
deficiens Steud. *platylepis* Voss (non Körn.) *nigrum* Voss = *asmaricum* Orl. + *macrolepis* A. Br. (non Voss.).
deficiens Steud. *macrolepis* Voss (non A. Br.) = semble correspondre à *platylepis* Voss (non Körn.) mais avec des glumes très développées (comparables à celles de *macroglumis* E. M.).

b) **Classification d'Atterberg (10).**

La nomenclature d'Atterberg n'a pas été retenue non plus par les auteurs plus récents. Rappelons qu'il employait les vocables suivants (10) :

Pour les sous-espèces (Unterarten) :

commune : toutes formes barbues, à glumes étroites.
macrolepis : toutes formes à glumes larges et à glumelles inférieures barbues.
furcatum : toutes formes trifurquées, à glumes étroites.
inerme : toutes formes mutiques, à glumes étroites.
heterolepis (considérée comme affine de *commune*) avec glume externe des épillets latéraux élargie, les autres glumes étant étroites.

Pour les « infra-sous-espèces » (Abarten) :

album : toutes formes vêtues à glumelles claires.
nigrum : toutes formes vêtues à glumelles noires.
nudum : toutes formes nues à glumelles claires.
nigronudum : toutes formes nues à glumelles noires.

Pour les variétés :

polystichum : toutes formes polystiques à épillets tous également développés (également barbus ou trifurqués).
rostratum : toutes formes (polystiques ou distiques) dont les épillets latéraux sont seulement barbulés (leur barbe étant réduite à l'état de barbule).

muticum : toutes formes (polystiques ou distiques) dont les épillets latéraux sont mutiques mais à glumelle externe longue et aiguë.
distichum : toutes formes distiques à épillets latéraux staminés, avec des glumelles mutiques et non aiguës.
deficiens : toutes formes distiques à épillets latéraux très atrophiés (dépourvus de glumelles et réduits à une seule glume).

Pour les sous-variétés :

hexastichum : toutes formes polystiques à épis très denses.
parallelum : toutes formes polystiques à épis denses.
vulgare : toutes formes polystiques à épis lâches.
zeocrithum : toutes formes distiques à épis très denses.
erectum : toutes formes distiques à épis denses.
nutans : toutes formes distiques à épis lâches.

En utilisant cette nomenclature, la variété 1, par exemple, du tableau VI (*pallidum* SER.) devient : *commune album polystichum vulgare* et la variété 284 (*ferrui* GRIL.), d'ailleurs non prévue dans le cadre tracé par ATTERBERG, s'appellerait *macrolepis furcatum nigronudum deficiens zeocrithum*.

En usant de ces termes et de quelques autres que nous estimons plus propres à désigner des jordanons, ATTERBERG avait décrit 188 formes qui correspondent à 81 variétés du tableau VI, dont à l'époque 13 nouvelles, soit 7 nettement caractérisées : 16, 55, 61, 62, 77, 88, et 242, cinq que l'on peut considérer comme affines, soit de *distichum*, soit de *intermedium* à cause de leurs épillets latéraux stériles du type « *muticum* », et qui peuvent être rattachées aux variétés :88, 98, 99, 121, et 123, et une à glumes barbues, affine de 37.

Nous avons, dans la liste qui précède, proposé pour ces variétés et sous-variétés des noms nouveaux plus brefs que les désignations d'ATTERBERG, soit :

nigriaxumicum GRIL. pour 16 : *macrolepis nigronudum polystichum vulgare* ATTERB.
nudicompactum GRIL. pour 55 : *furcatum nudum polystichum hexastichum* ATTERB.
latipyramidatum GRIL. pour 61 : *macrolepis album polystichum hexastichum* ATTERB.
latischimperianum GRIL. pour 62 : *macrolepis nigrum polystichum hexastichum* ATTERB.
latinudimortoni GRIL. pour 88 : *macrolepis nigronudum muticum vulgare* ATTERB.
broussardae GRIL. pour A 37 *a* : *macrolepis album polystichum parallelum* ATTERB.
giscardi GRIL. pour A 88 *b* : *macrolepis nigronudum muticum nutans* ATTERB.
de laramberguei GRIL. pour A 98 *a* : *commune nigrum muticum erectum* ATTERB.
loisili GRIL. pour A 99 *d* : *commune nudum muticum erectum* ATTERB.

heteropavoninum GRIL. pour A 121 *a* : *heterolepis album rostratum zeocrithum* ATTERB.

bryssini GRIL. pour A 123 *c* : *commune nudum muticum zeocrithum* ATTERB.

En outre nous avons conservé les appellations :

versifurcatum K. H. pour 77 = *furcatum album muticum vulgare* ATTERB.

copticum (VAV.) MANSF. pour 242 = *commune nigrum deficiens erectum* ATTERB.

ATTERBERG a mentionné aussi (10) quelques autres formes notamment « *rostratum* » que nous n'avons pas retenues parce qu'il signale qu'elles n'étaient pas « constantes », donc fixées.

c) Classification de Harlan (34).

On sait que HARLAN n'a accordé qu'une importance secondaire à la densité des épis, à la largeur des glumes et à l'absence de barbes. Aux 32 variétés de sa classification il a, en général, conservé le nom que les auteurs précédents avaient donné ou accepté pour les variétés barbues ou trifurquées à épis lâches et glumes étroites lesquelles, dans la classification de HARLAN, conservent, au rang de sous-variétés, ce nom, affecté de la mention *typica*.

Le nom latin utilisé par HARLAN prend donc un sens plus large qui, à l'heure actuelle, correspondrait à celui que nous indiquons ci-après. Dans la liste qui suit, sont imprimés, en caractères ordinaires, les numéros des variétés antérieurement décrites, en caractères gras ceux des variétés nouvelles, en italique ceux des variétés encore inconnues. Il s'agit bien entendu des numéros du tableau VI. HARLAN a classé les orges mutiques polystiques comme sous-variétés de variétés « *intermedium* ».

1, 25, 49 et 13, 37, 61 : *pallidum* (SERINGE) HARLAN
2, 26, 50 et 14, 38, 62 : *nigrum* (WILLDENOW) HARLAN
3, 27, 51 et 15, 39, 63 : *coeleste* (L.) HARLAN
4, 28, *52* et 16, 40, *64* : *duplinigrum* (KÖRN.) HARLAN
5, **29**, 53 et **17**, **41**, *65* : *hosfordianum* (WITTMACK) HARLAN
6, *30*, *54*, et **18**, **42**, **66** : *atrum* (KÖRN.) HARLAN
7, **31**, 55 et **19**, **43**, *67* : *trifurcatum* (SCHLECHTENDAHL) HARLAN
8, **32**, *56* et **20**, *44*, **68** : *aethiops* (KÖRN.) HARLAN
9, 33, 57 et **21**, *45*, *69* : classées avec « *haxtoni* » (voir-ci-dessous)
10, **34**, **58**, et **22**, **46**, **70** : classées avec « *mortoni* » (voir ci-dessous)
11, **35**, **59**, et *23*, *47*, *71* : classées avec « *nudihaxtoni* »(voir ci-dessous)
12, *36*, *60* et *24*, *48*, *72* : classées avec « *nudimortoni* »(voir ci-dessous)
73, 97, 121 et 85, *109*, **133** : *haxtoni* (KÖRN.) HARLAN
74, 98, **122** et 86, *109*, *134* : *mortoni* (KÖRN.) HARLAN
75, 99, **123** et 87, **111**, **135** : *nudihaxtoni* (KÖRN.) HARLAN
76, **100**, *124* et 88, **112**, **135** : *nudimortoni* HARLAN
77, 101, **125**, et **89** **113**, **137** : *subcornutum* (KÖRN.) HARLAN
78, **102**, *126* et **90**, *114*, *138* : *atricornutum* (KÖRN.) HARLAN

79, 103, *127* et **91**, **115**, *139* : *cornutum* (SCHRADER) HARLAN
80, **104**, *128* et *92*, 116, **140** : *subaethiops* (KÖRN.) HARLAN
81, **105**, **129** et **93**, **117**, **141** : classées avec « *haxtoni* » (voir-ci-dessus)
82, *106*, **130** et **94**, **118**, **142** : classées avec « *mortoni* » (voir ci-dessus)
83, **107**, **131**, et *95*, *119*, **143** : classées avec *nudihaxtoni* (voir ci-dessus)
84, *108*, *132* et *96*, *120*, *144* : classées avec *nudimortoni* (voir-ci-dessus)

145, 169, 193 et 157, 181, **205** : *palmella* HARLAN
146, 170, 194 et 158, **182**, **206** : *nigricans* (SERINGE) HARLAN
147, 171, 195 et 159, 183, 207 : *nudum* (L.) HARLAN)
148, **172**, *196* et 160, *184*, *208* : *nigrinudum* HARLAN
149, 173, 197 et *161*, *185*, *209* : *angustispicatum* (KÖRN.) HARLAN
150, 174, *198* et *162*, *186*, *210* : *rimpaui* (WITTMACK) HARLAN
151, 175, 199 et *163*, *187*, *211* : *laxum* (KÖRN) HARLAN
152, *176*, *200* et *164*, *188*, *212* : *nigrilaxum* HARLAN
153, *177*, *201* et *165*, *189*, *213* : classées avec *palmella* (voir ci-dessus)
154, *178*, **202** et *166*, *190*, *214* : classées avec *nigricans* (voir ci-dessus)
155, *179*, *203* et *167*, *101*, *215* : classées avec *nudum* (voir ci-dessus)
156, *180*, *204* et *168*, *192*, *216* : classées avec *nigrinudum* (voir ci-dessus)

217, 241, 265 et 229, 253, **277** : *deficiens* (STEUDEL) HARLAN
218, 242, **266** et 230, 254, **278** : *steudelii* (KÖRN.) HARLAN
219, **243**, **267** et **231**, **255**, **279** : *nudideficiens* ((KÖRN.) HARLAN
220, **244**, **268** et **232**, **256**, **280** : *decorticatum* (KÖRN.) HARLAN
221, **245**, **269** et **233**, **257**, **281** : *triceros* (KÖRN.) HARLAN
222, **246**, *270* et 234, **258**, **282** : *tridax* (KÖRN.) HARLAN
223, **247**, *271* et **235**, **259**, **283** : *sublaxum* (KÖRN.) HARLAN
224, **248**, **272** et **236**, **260**, **284** : *gymnospermum* (KÖRN.) HARLAN
225, *249*, *273* et *237*, *261*, *285* : classées avec *deficiens* (voir ci-dessus)
226, *260*, *274* et *238*, *262*, *286* : classées avec *steudelii* (voir ci-dessus)
227, *251*, *275*, et *239*, *263*, *287* : classées avec *nudideficiens* (voir ci-dessus)
228, *252*, *276* et *240*, *264*, *288* : classées avec *decorticatum* (voir ci-dessus)

d) Variétés, formes et appellations non incorporées dans la systématique générale proposée.

1° Classification de Beaven (16).

Nous avons incorporé dans notre système, chaque fois que nous l'avons pu, les variétés nouvelles dénommées par Karl HANSEN et signalées par BEAVEN.

Cette incorporation a pu se faire sans difficulté pour les variétés et sous-variétés à épi lâche. Pour les variétés et sous-variétés à épi dense ou très dense, et du fait que BEAVEN a, dans chaque sous-espèce, réuni ces deux catégories en une seule sans préciser le degré de densité des épis, il n'a pas été possible ni de situer les formes signalées dans l'une ou l'autre de ces deux catégories, ni de savoir avec certitude s'il fallait admettre qu'une même appellation désignait à la fois des formes à épis

denses et des formes à épis très denses ne présentant aucune autre différence variétale ou sous-variétale.

Nous avons donc dû renoncer à en tenir compte, mais il serait injuste de ne pas les signaler. Nous les énumérons donc ci-après par ordre alphabétique en indiquant les numéros du tableau VI auxquels chacune d'elles pourrait se rapporter.

abiens K. H. — A 99 et A 123 (épillets latéraux réduits mais barbus).
complanatum K. H. — 101 et **125**.
densifurcatum K. H. — 30 et 54 ou **42** et **66** (glumes lancéolées).
erecto-nudum K. H. — 171 et 195 (vraisemblablement 171 : épis à bords parallèles).
erecto-zeocriton K. H. — 169 et 193.
furcato-zeocriton. — 173 et 197 (vraisemblablement 197).
hexasticofurcatum K. H. — **29** et 53.
hexastico-ramosum K. H. — A 25 et A 49 (épi composé).
hexasticotrifurcatum K. H. — A **29** et A 53 (avec courtes barbes).
latispicatum K. H. — 173 et 197 (vraisemblablement 173 : épi à bords parallèles)
macrolysis K. H. — 181 et 205 (vraisemblablement 181 : épi à bords parallèles).
melanozeocriton K. H. — A 170 et A 194 (glumelles noires, glumes et barbes blanches).
mixtum K. H. — **182** et **206**.
neilsenii K. H. — 170 et 194 ou **182** et **206** (glumes barbues).
nudiprysmaticum K. H. — A 27 et A 51 (tous épillets réduits).

2° **Formes à barbes lisses dénommées par R. Regel** (58).

Rappelons que nous avons décidé de considérer ces formes comme des sortes ou « cultivars » inclus dans les sous-variétés à barbes lisses, et non comme des variétés et sous-variétés linnéennes.

Il s'agit de :

— *nekladowi, juliae, scabriusculum, laevipaleatum, hortiusculum, atterbergi* (non Körn.), cultivars de *H. leiorrynchum* Körn. (A 2 *a*) ;
— *stassewitchi,* rattachée à *H. rikotense* R. Regel (A 1 *d*) ;
— *körnickei* (non K. H. ni Mansf.), *eriwanense, affine,* cultivars de *H. persicum* Körn. (A 146 *a*) ;
— *werneri, decoloratum,* cultivars de *H. medicum* Körn. (A 145 *c*) ;
— *humilius, altuis, neglectum,* sortes ou cultivars de *atterbergianum* R. Regel, synonyme de *subglabrum* K. H. (A 218 *a*) ;
— *africanum* (non Vav.), sorte ou cultivar de *leiomacrolepis* R. Regel (A 230 *b*).

Les diagnoses en sont données par R. Regel dans son étude intitulée : « Glattgrannige Gersten » (58).

3° **Classification de Bergal** (13).

Les appellations de Bergal n'ont pas pu être reprises dans le système proposé. On se reportera au tableau II pour en connaître les significations.

e) Variétés éliminées par Körnicke (39, 40).

Körnicke a éliminé les désignations suivantes, pour les raisons ci-dessous indiquées :

genuinum Eriks. = sous-variété à épi étroit, à barbes en faisceau ; est *erectum* Schübl. (40, p. 10) ;
giganteum Roem et Schult. = exemplaire très luxuriant de *vulgare* L. reçu d'Égypte ; (39, p. 190) ;
hexastichum nudum Viborg, issue de *hexastichum cantherinum* Columelle, qui est cependant vêtue (39, p. 190) ;
hirsutum Bertoloni = *villosum* Bert. = est un blé (39, p. 189) ;
imberbe Lam. et de Candolle = n'est pas une variété ; correspond à *distichum* L. dont les barbes ont été brisées par le vent (39, p. 190) ;
muticum H. Hoffmann = est vraisemblablement *H. distichum* L. dont les barbes ont été brisées par le vent (39, p. 190) ;
patens Eriks. = sous-variété à épi étroit, à barbes divergentes ; est *erectum* Schübl. (40, p. 10).
ramosum Koeler = anomalie à tige ramifiée (39, p. 191).
ramosum Thoma in Wilda = *zeocrithum* à épi composé, non fixée ;
ramosum seu *frutescens* Vib. = correspond (39, p. 190) à *nutans* Schübl. rendue luxuriante parce que cultivée en terre forte ;
vulgatum Link. = qualificatif appliqué aux formes claires à épis lâches, comprenant à la fois *pallidum* Ser. et *nutans* Schübl.

En outre Körnicke avait éliminé aussi *ramosum* Ser. et *krausianum* Wittm. qu'il considérait à l'époque comme instables, donc non fixées. (39, p. 191)

f) Synonymies (par ordre alphabétique).

Ne sont pas données ci-après les synonymies des termes et appellations respectivement adoptés par Voss, Atterberg et Harlan, dont nous venons de rappeler les significations, ni celles des désignations données par Beaven aux variétés dont la diagnose est insuffisamment précise pour qu'on puisse les classer avec certitude, dans le tableau VI (la liste en est donnée ci-avant).

Les indications qui suivent ont été principalement retirées des travaux de Körnicke (39) qui a rectifié de lui-même quelques-unes de ses premières appellations, Harlan (34), Mansfeld (45) et Alvarez Pena (9).

Les désignations que nous avons pour notre part adoptées et qui figurent dans la liste nominative des variétés et sous-variétés sont imprimées ci-après en italique ; les autres sont en caractères ordinaires. Dans le choix que nous avons fait entre les synonymes, nous avons, en règle générale, et sauf erreur ou omission involontaire de notre part, suivi la règle de priorité chronologique des auteurs, sauf pour quelques désignations qui ne devraient point avoir cette priorité, mais que l'usage a consacrées, par rapport par exemple à celles de Voss ou d'Atterberg, ou encore pour *deficiens* Steud. qui a pratiquement prévalu sur *decipiens*

(STEUD.) BEAVEN, et aussi pour quelques appellations, dont le sens nous a paru plus net, moins sujet à confusion que celui de synonymes plus anciens mais pas très bien définis (tout au moins dans la documentation que nous avons pu consulter) tels que : *genuinum* ALEF., auquel nous avons préféré *subnutans* ou, cas plus fréquent, employés par la suite avec des sens plus ou moins élargis suivant les auteurs.

C'est pourquoi, par exemple, nous avons adopté :

polystichum DÖLL plutôt que *vulgare* (LAM.) sl. ABERG et WIEBE.

et *tetrastichum* KÖRN. plutôt que *vulgare* L. ss.

Il n'est donné ci-après, pour les désignations non retenues pour notre système, que la synonymie que nous avons retenue (en italique). Par contre, sont mentionnés tous les synonymes (que nous avons pu trouver) des désignations que nous avons adoptées.

Il convient aussi de signaler que les noms suivis de l'indicatif K. H. (de Karl HANSEN) concernent des formes, citées par BEAVEN, qui sont vraisemblablement des sortes des variétés mentionnées comme synonymes et qui, faute de diagnose détaillée (15-16), apparaissent, à l'échelle linnéenne, identiques à celles-ci.

abyssinicum (SER.) KÖRN.	= abyssinicum var. A. SER.
	= leucomacrolepis KÖRN.
	= macrolepis (A. BR.) ATTERB.
abyssinicum var. A. SER.	= *abyssinicum* (SER.) KÖRN.
abyssinicum var. B. SER.	= *deficiens* STEUD.
abyssinicum var. C. SER.	= *seringei* KÖRN.
abyssinicum var. D. SER.	= *macrolepis* A. BR.
aegiciras NEES ou ROYLE	= *trifurcatum* SCHLECHT.
aestivum HALLER	= *nutantes* R. REGEL.
aestivum METZGER	= *pallidum* SER.
aethiopicum ALEF.	= *nigricans* SER.
albidum KÖRN.	= *pallidum* SER.
albodeficiens KÖRN.	= *deficiens* (STEUD) KÖRN.
angustissimum (KÖRN.) MANSF.	= densum KÖRN.
atratum K. H. (non VAV. et ORL.)	= *steudelii* KÖRN.
atrispicatum (KÖRN.) ORL.	= *atrospicatum* KÖRN.
atroides K. H.	= *atrum* KÖRN.
atrospicatum KÖRN.	= atrispicatum (KÖRN.) ORL.
atrum KÖRN.	= atroides K. H.
	= laxifurcatum K. H.
atterbergianum R. REGEL	= *subglabrum* K. H.
axumicum VAV. et ORL.	= *sublatiglumatum* KÖRN.
breve ALEF.	= *zeocrithum* L.
canescens K. H.	= violasceus K. H.
cinereum (KÖRN.) de MORAIS	= *nigrescens* KÖRN.
coeleste L.	= flaccidum VOSS.
coelestoïdes SER.	= *nudum* L.

coerulescens HEUZE (non SER.) = *violaceum* KÖRN.
crispicapillum KÖRN. = nudiramosum K. H.
crithoaegiciras E. MEY = *trifurcatum* SCHLECHT.

decipiens (STEUD.) BEAVEN = *deficiens* (STEUD) KÖRN.
deficiens (STEUD.) KÖRN. = abyssinicum var. B. SER.
= albodeficiens KÖRN.
= decipiens (STEUD.) BEAVEN.
deficiens VOSS. = *deficientes* R. REGEL.
deficientes R. REGEL = deficiens VOSS.
densum (KÖRN.) HARLAN = *angustissimum* (KÖRN). MANSF.
densum KÖRN. = *mansfeldi* GRIL.
densum (SER.) MANSF. = *pyramidatum* KÖRN.
distichon = *distichum*
distichon (L.) (ALEF) (VOSS) MANSF. = *nutantes* R. REGEL
distichum LAM. ou L. emend LAM. = distichum (L) ORL.
= spontanea VAV. et ORL.
= spontaneum (KOCH) sl. CARLETON,
distichum (L) ORL. = *distichum* LAM. ou L. emend LAM.
distichum densum SER. = *erectum* SCHÜBL.
distichum macroglumis E. M. = *miègei* GRIL.
distichum multicaule WAGINS = *erectum* SCHÜBL.
distichum laxum SER. = *nutans* SCHÜBL.
distichum ramosum VIB. = *hochstetteri* MANSF.
duplialbum (KÖRN.) ORL. = *duploalbum* KÖRN.
duplinigrum (KÖRN.) HARLAN ou ORL. = *duplonigrum* KÖRN.
duploalbum KÖRN. = duplialbum (KÖRN.) ORL.
= gymnodistichum DUTHIE
duplonigrum KÖRN. = duplinigrum (KÖRN.) HARLAN ou ORL.

eingens K. H. = *rimpaui* WITTM.
elongatum K. H. = *hosfordianum* WITTM.
erectum SCHÜBL. = distichon densum SER.
= distichum multicaule WAGINS
= erectum (RODE) ALEF.
= pseudo-zeocriton METZGER
erectum (RODE) ALEF. = *erectum* SCHÜBL.
eritreicum (ORL.) ABERG. = erythraeum (ORL.) MANSFELD.
erythraeum (ORL.) MANSF. = *eritreicum* (ORL.) ABERG.

fasciculare VIB. = *pallidum* SER.
flaccidum VOSS = *coeleste* L. ss.

genuinum (ALEF.) HARLAN = *vulgare* L. emend LAM.
genuinum (ALEF.) ALV. = *subnutans* ORL.
genuinum ERIKSSON = *subnutans* ORL.
glabrum K. H. = *medicum* KÖRN.
*gymnospermum*KÖRN. = monstrosum K. H.
gymnodistichum DUTHIE = *duploalbum* KÖRN.

hamulatum K. H. = *sinicum* Vav. et Orl. (1).
heuzei Körn. = tortile Heuzé (non Robert)
hexastichon . = *hexastichum*
hexastichon (Alef.) Mansf. = *vulgare* Lam. ou L. emend Lam.
hexastichum = hexastichon.
hexastichum L. ss. = *pyramidatum* Körn.
hochstetteri Mansf. = distichum ramosum Vib.
hosfordianum Wittm. = elongatum K. H.
= longihamatum K. H.
= refractum K. H.
hybernum Vib. = *pallidum* Ser.
hymalayense trifurcatum Irmisch = *trifurcatum* Schlecht.

inaequale Voss = *tetrastichum* Körn.
interjectum Flaks. = *irregulare* Aberg et Wiebe.
irregulare Aberg et Wiebe. = interjectum Flaks.
= intermedium Vav. et Orl. (non Korn.), grex labilis (Schiem.).
= labile (Schiem.) Mansf.

kornickei Mansf. (non K. H.) = *mansfeldi* Gril.

labile Schiem. = *irregulare* Aberg et Wiebe.
laxifurcatum K. H. = *atrum* Körn.
laxum Körn. = *nudifurcatum* R. Reg.
laxum Ser. = *macroterum* (Alef) Harlan.
leucocarpum K. H. = *sublaxum* Körn.
leucomacrolepis Körn. = *abyssinicum* Ser.
longihamatum K. H. = *hosfordianum* Wittm.

macrolepis (A. Br.) Atterb. = *abyssinicum* Ser.
macrolepis A. Br. = abyssinicum var. D Ser.
= melanomacrolepis Körn.
macroterum (Alef) Harl. = laxum Ser.
macroterum (Alef) Mansf. = *pyramidatum* Körn.
mansfeldi Gril. = körnickei Mansf. (non K. H.).
= vulgare v. densum Körn. (non Ser.)
medicum (Korn.) Orl. = rigens Körn.
= glabrum K. H.
melanomacrolepis Körn. = *macrolepis* A. Br.
miègei Gril. = distichum macroglumis E. M.
monstrosum K. H. = *gymnospermum* Körn.

nigrescens Körn. = cinereum (Korn.) de Morais
nigricans Ser. = aethiopicum Alef.
= schweinfurthi Körn.
nudifurcatum R. Regel. = laxum Körn.
= utriculatum K. H.

(1) La diagnose sommaire de *hamulatum* donnée par Beaven fait préférer « *sinicum* » plus complètement décrite par Orlov.

nudiramosum K. H. = *crispicapillum* Körn.
nudum L. = coelestoides Ser.
nutans Schübl. = distichum laxum Ser.
= distichum vulgatum Link.
= nutans (Rode) Aleef.
= palmella typica Harlan
= zeocriton distichon P. Beauv.
nutantes R. Regel = aestivum Haller.
= distichon (Aleef.) Mansf.
= distichon (L.) Voss.
= nutantes (Veld) de Morais.
= nutantia Orl.
= zeocriton Aleef.
nutantia Orl. = *nutantes* R. Regel.

pallidum Ser. = vulgare albidum Körn.
= vulgare aestivum Metzger.
= vulgare fasciculare Vib.
= hybernum Vib.
= inaequale album Voss.
= vulgare vulgatum Link.
palmella typica Harl. = *nutans* Schübl.
polystichon Haller (non Döll) = *tetrastichum* Körn.
pseudointermedium Freisl. = *transiens* Körn.
pseudozeocriton Metzger = *erectum* Schübl.
pyramidatum Körn. = densum (Ser.) Mansf.
= hexastichum (L. ss.) Körn.
= laxum Ser.
= macroterum (Aleef.) Harl.

(distichum) ramosum Hochstetter (non Ser.) = *hochstetteri* Mansf.
(distichum) ramosum Vib. = *hoschstetteri* Mansf.
ramosum Thoma in Wilde = *thomaei* Mansf.
ramulosum K. H. (non Ser.) = *subcompositum* Körn.
rectum (Voss) Harl. = *revelatum* Körn.
refractum K. H. = *hosfordianum* Wittm.
revelatum Körn. = rectum Voss.
rigens Körn. = *medicum* (Körn.) Orl.
zimpaui Wittm. = eingens K. H.

sativum Jessen = sativum (Persoon) Beaven.
= vulgare (L.) Körn.
= vulgare (L.) Mansf.
sativum Persoon = *vulgare* L. emend. Lam.
sativum (Persoon) Beaven = *sativum* Jessen
schweinfürthi Körn. = *nigricans* Ser.
seringei Korn. = abyssinicum var. C Ser.
= violasens K. H.
serratum K. H. = *sublaxum* Körn.
sinicum Vav. et Orl. = hamulatum K. H.

spontanea Vav. et Orl.	= *distichum* Lam.
spontaneum (C. Koch.) sl. Carleton	= *distichum* Lam.
steudelii Körn.	= atratum K. H. (non Vav. et Orl.)
subcompositum Körn.	= ramulosum K. H.
subeurylepis Mansf.	= sublatiglumatum Vav. (non Körn.)
subglabrum K. H.	= atterbergianum R. Reg.
sublatiglumatum Körn.	= axumicum Vav. et Orl.
sublatiglumatum Vav. (non Körn.)	= *subeurylepis* Mansf.
sublaxum Körn.	= leucocarpum K. H.
	= serratum K. H.
subnutans Orl.	= genuinum (Alef.) Alv.
	= genuinum (Eriks.) Harl.
tetrastichum Körn.	= inaequale Voss.
	= polystichon Haller (non Döll).
	= vulgare L. ss.
thomaei Mansf.	= zeocrithum ramosum Thoma in Wilde
tortile Heuzé (non Robert)	= *heuzei* Körn.
transiens Korn.	= pseudointermedium Freisl.
trifurcatum Schlecht	= aegiciras Nees.
	= aegiciras Royle.
	= crithoaegiciras E. Mey.
	= hymalayense trifurcatum Irmisch.
utriculatum K. H.	= *nudifurcatum* (R. Reg.) Mansf.
violaceum Körn.	= coerulescens Heuzé (non Ser.)
violasceus K. H.	= *canescens* K. H.
violasens K. H.	= *seringei* Körn.
vulgare L. ss.	= *tetrastichum* Körn.
vulgare L. emend Lam.	= hexastichon (Alef.) Mansf.
	= vulgare (L) Orl.
	= vulgare genuinum Alef.
vulgare (L) Körn.	= *sativum* Jessen.
vulgare (L) Mansf.	= *sativum* Jessen.
vulgare (L) R. Regel	= *vulgare* L. emend Lam.
vulgare (L) Orlov	= *vulgare* L. emend Lam.
vulgare genuinum Alef.	= *vulgare* L. emend Lam.
(vulgare) vulgatum Link.	= *pallidum* Ser.
(distichon) vulgatum Link.	= *nutans* Schübl.
zeocrithon	= *zeocrithum*
zeocrithum	= zeocrithon
	= zeocriton.
zeocrithum (L) Körn.	= breve Alef.
	= zeocriton commune Beauv.
zeocrithum ramosum Thoma in Wilde	= *thomaei* Mansf.

zeocriton = *zeocrithum*.
zeocriton ALEF. = *nutantes* R. REGEL.
zeocriton commune BEAUV. = *zeocrithum* L.
zeocriton distichum BEAUV. = *nutans* SCHÜBL.

G — ANNEXE II

LISTE DES ORGES SAUVAGES DE LA SECTION CEREALIA ANDS.

Ces orges sont à rachis fragile et, jusqu'à présent, on n'en connaît que des formes barbues, à glumes très velues, et à grains vêtus.

I. — Orges polystiques :

A. — *H. agriocrithon* sl. E. ABERG, homologue de *H. vulgare* LAM.

Variétés :

eu-agriocrithon E. ABERG, à glumelles claires ;
dawoense E. ABERG, à glumelles violettes.

B. — *H. paradoxon* E. SCHIEM., homologue de *H. intermedium* KÖRN.

II. — Orges distiques :

H. spontaneum. C. KOCH sl., homologue de *H. distichum* LAM.

Variétés :

eu-spontaneum E. ABERG (= *spontaneum* C. KOCH ss.), à épis assez lâches et à glumelles claires, homologue de « *nutans* » SCHÜBL ;
ischnaterum COSSON, qui paraît être une sous-variété de *eu-spontaneum* E. ABERG ss. avec des épis plus courts, des barbes plus courtes, des glumes moins velues ;
ithaburense Boiss., qui paraît être aussi une sous-variété de *eu-spontaneum* C. KOCH ss., proche de *ischnaterum* COSSON, mais à barbes beaucoup plus fines et délicates ;
bactrianum VAV., à glumelles et barbes gris-bleu ;
transcaspicum VAV. et ORL., à glumelles et barbes noires, apparemment homologue de *nigricans* SER. ;
turcomanicum VAV., qui peut être considérée comme une sous-variété de *transcaspicum* VAV. et ORL., à barbes claires.

On trouvera des diagnoses plus détaillées dans les travaux de E. ABERG (1, 2), de ORLOV (3) et de Mme E. SCHIEMANN (60).

IV. — CRÉATION DE NOUVELLES VARIÉTÉS (A RABAT)

A. — OBJET DE LEUR CRÉATION ET RÉSULTAT OBTENU

Quatre-vingt-dix-sept cases du tableau VI sont occupées par des variétés décrites ou obtenues, à notre connaissance, par d'autres auteurs ou chercheurs avant le début ou avant l'achèvement de nos travaux, soit 91 occupées par des variétés « typiques », et 6 par des sous-variétés. Le nombre total des formes linnéennes « anciennes » qui entrent dans notre système est de 245, soit 91 variétés typiques et 154 sous-variétés, dont 1 non dénommée (A 153 *a*) et 3 que nous avons dénommées (A 103 *a*, A 123 *b*, A 147 *c*). Nous avons également proposé des appellations nouvelles, plus brèves, pour 5 variétés et 8 sous-variétés, et changé le nom de la variété 199.

Mais dès qu'il fut conçu, c'est-à-dire en 1935, nous avons voulu vérifier l'aptitude de ce système à l'incorporation de formes nouvelles encore inconnues, mais que nous présumions réalisables ou peut-être même existantes mais non encore observées.

Avec l'espoir d'obtenir des variétés intéressantes, soit pour les botanistes, soit pour les agriculteurs, soit à la fois pour les uns et pour les autres, nous avons, avec la précieuse collaboration de Mlle L. Cazal entrepris de créer des formes nouvelles, par des croisements appropriés.

Par ces croisements ont été reproduites 55 variétés et 6 sous-variétés linnéennes fixées, différentes de leurs géniteurs, mais déjà connues et décrites, et ont été obtenues de nombreuses formes nouvelles fixées, qui ont permis de garnir 87 cases du tableau VI [1], numérotées en caractères gras, dont 66 correspondent à des variétés typiques et 21 sont garnies grâce à des sous-variétés.

Il faut ajouter 3 variétés typiques nouvelles, n°s 28, 123, 182, correspondant à des cases déjà garnies grâce à la connaissance antérieure de sous-variétés.

Aux 69 variétés typiques nouvelles obtenues, s'ajoutent 72 sous-variétés nouvelles, soit 16 qui sont rattachées à des variétés anciennes et 56 à des variétés non antérieurement signalées (dont 24 sont affines de variétés « typiques » nouvelles, 29 de 21 variétés « typiques » encore inexistantes mais dont les cases sont cependant garnies au tableau VI grâce à ces sous-variétés, et 3 correspondent à des variétés typiques éga-

[1] Dans notre communication (31) du 3 décembre 1957 à la Société des Sciences Naturelles et Physiques du Maroc, nous en indiquions 89,

Cette différence résulte d'un contrôle supplémentaire que nous avons pu effectuer en France à l'aide de documents que nous ne possédions point à Rabat, et aussi de quelques modifications apportées à la mise en place des formes submutiques que nous avons décidé entre temps de considérer comme affines des variétés mutiques, plutôt que comme sous-variétés des variétés barbues.

lement inexistantes mais dont les cases étaient déjà garnies grâce à l'existence de sous-variétés anciennes).

Les noms de ces 141 « nouveautés » sont imprimés en caractères gras dans la liste nominative des variétés et sous-variétés, qui précède.

Le nombre des variétés et sous-variétés linnéennes a donc été porté de 245 à 386 (dont 160 variétés typiques et 226 sous-variétés), et celui des cases garnies du tableau VI de 97 à 184. Mais il reste encore 104 cases vides, donc du travail pour ceux qui seraient tentés de les combler ou qui en auraient l'occasion.

Ne sont pas comprises dans les décomptes qui précèdent les 3 variétés de la sous-espèce *H. irregulare* ABERG et WIEBE que nous avons pu observer, soit une « ancienne », et 2 nouvelles obtenues à Rabat.

B. — ORIGINES DES VARIÉTÉS OBTENUES

Pour simplifier, abréger, et rendre plus clair ce bref exposé tout en permettant de se reporter facilement au tableau VI, les variétés fixées obtenues (1), et celles qui ont servi de géniteurs, sont désignées ci-après par les numéros qu'elles portent dans ce tableau. La lettre A signifie qu'il s'agit, dans notre conception conventionnelle tout au moins, d'une sous-variété affine à la variété désignée par le numéro qui suit cette lettre.

1° Du croisement 3 × 10, l'une barbue, nue, claire, l'autre mutique, vêtue, noire, et toutes deux *H. vulgare* LAM. à épis lâches et glumes étroites, ont été obtenues les variétés fixées suivantes :

a) déjà connue : 4,

b) nouvelles : 100, à épis plus denses que ceux de ses géniteurs, et les sous-variétés respectivement à courtes et à très courtes barbes aux épillets centraux A 76 *a*, et A 129 *a*, toutes trois « *intermedium* » bien que leurs deux géniteurs soient « *vulgare* ».

2° Du croisement 5 × 230 et du croisement réciproque sont issues les variétés fixées :

a) déjà connues : 6, 13, 14, 25, 73, 74, 218, 221, 222 (2), 229, 234,

b) nouvelles : 17, 18, 29, 89, 90, 233, 269,

les variétés 25, 29 et 269 ayant des épis plus denses que ceux de leurs géniteurs.

3° Du croisement 25 × 57, ont été obtenues les sous-variétés nouvelles A 33 *a*, submutique, A 9 *b*, A 33 *b*, A 57 *a*, mutiques à glumelles velues (la sous-variété A 9 *b* ayant des épis plus lâches que ceux de ses géniteurs) et la sous-variété « *intermedium* » A 129 *b*.

4° Du croisement 57 × 145, ont été obtenues les variétés et sous-variétés fixées suivantes :

a) déjà connues : 169, 193,

b) nouvelles : 105 et la sous-variété A 9 *a*.

(1) Ne sont pas mentionnées les formes fixées appartenant à la même variété ou sous-variété que l'un des géniteurs.

(2) Les formes qui ont été obtenues dans cette variété trifurquée 222 (*H. tridax* KÖRN.) sont remarquables par leur aptitude à produire des grains supplémentaires dans leurs capuchons et par la grande taille des capuchons.

5° Du croisement 147 × A 57 *a* (*H. pilosum* Gril. et Caz.), le géniteur A 57*a* (à glumelles velues) étant issu lui-même du croisement 25 × 57, ont été obtenues les variétés fixées suivantes :

a) déjà connues : 57, 145, 171, 195, et la sous-variété A 99 *a*,

b) nouvelles : 35, sous forme de sous-variété à très courtes barbes centrales et à glumelles velues (A 35 *a*), 59 sous forme inattendue de sous-variété à caryopses verts (A 59 *a*), 83 sous forme de sous-variété submutique (A 83 *a*), 107, 129 et 131 ;

et des sous-variétés nouvelles affines à des variétés déjà connues, soit : A 171 *c* (à caryopse vert), A 195 *b* (à caryopse foncé) et les sous-variétés à glumelles velues A 75 *e*, A 147 *i* et A 195 *a*.

6° Du croisement 221 × A 49 *g* (*H. glabripyramidatum* Vav.) ont été obtenues les variétés fixées suivantes :

a) déjà connues : 5, 25, 53,

b) nouvelles : 29, 125, et 269.

7° Du croisement 230 × 27, on a obtenu les variétés suivantes :

a) déjà connues : 15, 16, 38, 39, 219, 220, 229,

b) nouvelles : 231, 243, 255, 256, 267, ainsi qu'une forme *Irregulare* Aberg homologue de la variété ancienne 219 et une autre forme *Irregulare* Aberg, homologue de la nouveauté 256.

A noter que 267 est à épis plus denses que ceux de ses géniteurs et que 231 a souvent des capuchons fertiles (c'est-à-dire avec grain supplémentaire logé dans le capuchon).

8° Du croisement 230 × A 49 *g* (*H. glabripyramidatum* Vav.) ont été obtenues les formes fixées suivantes :

a) déjà connues : 26, 37, 38, 50, 241, 253, et la sous-variété A 254 *a*,

b) nouvelles : les sous-variétés à barbes lisses A 229 *b* et A 278 *b*.

9° Du croisement 9 × A 278 *b*, le géniteur A 278 *b* étant issu lui-même du croisement précédent (230 × A 49 *g*), on a obtenu les variétés et sous-variétés fixées suivantes :

a) déjà connues : 169, 170, 182 et les sous-variétés à barbes lisses A 181 *b* et A 182 *a*,

b) nouvelles : 21, 205 et 206 et les sous-variétés A 85 *a*, A 93 *a*, A 205 *a*, A 206 *a* et A 253 *a*.

10° Du croisement 10 × A 278 *b*, le géniteur A 278 *b* étant issu du précédent croisement 230 × A 49 *g* (*H. glabripyramidatum* Vav.), ont été obtenues les variétés fixées suivantes :

a) déjà connues : 158, et la sous-variété A 254 *a*,

b) nouvelles : 46, 86, 118, et les sous-variétés A 34 *a*, A 94 *b*, A 142 *a*, A 230 *a*.

11° Des croisements 230 × 57, ont été obtenues les variétés fixées suivantes :

a) déjà connues : 217, 229, 242, 253, 265,

b) nouvelles : 93, 129, 141, 142, 266, 278 et les sous-variétés A 85 *b*, A 93 *a*, A 94 *a*, A 105 *a*, A 110 *b*, A 129 *a*, A 142 *b*, A 265 *a*, A 277 *a* et A 278 *a*.

On notera que A 85 *b* et A 142 *b* sont à barbes lisses.

12° Des croisements 230 × A 57 *a* (*H. pilosum* Gril. et Cazal), le géniteur A 57 *a* provenant lui-même du croisement 25 × 57, ont été obtenues la sous-variété ancienne A 74 *a* et les variétés fixées nouvelles suivantes : 22, 70 93, 122, 141, 142, 202, 266, ainsi que les sous-variétés nouvelles A 10 *b*, A 22 *a*, A 58 *a* et *b*, A 70 *a*, A 110 *a*, A 117 *a* et *b*, A 118 *a*, A 122 *a*, A 130 *a* et *b*, A 141 *a*, A 142 *c*, et A 265 *a*.

13° Des surhybridations (230 × 5) × (230 × 27) ont étés obtenues les variétés et sous-variétés fixées suivantes :

a) déjà connues : 4, 8, 26, 27, 39, 40, 80, 97, 101, 220, et 224,

b) nouvelles : 19, 20, 28, 31, 32, 41, 42, 43, 66, 68, 70, 75, A 87 *a*, A 88 *a*, A 91 *a*, 99, 102, A 104 *a*, A 111 *a*, A 112 *a*, A 115 *a*, A 118 *b*, 123, A 135 *a*, 136, 137, A 140 *a* et *b*, 172, 232, 235, 236, 244, A 244 *a*, 245, 246, 247, 248, 257, 258, 259, 260, 268, 272, 279, 280, 281, 282, 283, 284.

On notera que 70 est mutique, A 118 *b* submutique à barbes lisses, que A 140 *b* et A 224 *a* sont à barbes lisses, et que les variétés et sous-variétés 66, 68, 70, 123, A 135 *a*, 136, 137, A 140 *a* et *b*, 268, 272, 279, 280, 281, 282, 283, et 284 sont à épis très denses, donc plus denses que ceux de leurs géniteurs initiaux (230 et 5 étant à épis lâches, 27 à épis denses).

La confrontation des listes ci-dessus permet de constater que certaines formes fixées ont pu être obtenues à partir de croisements divers, soit :

la variété 4 à partir des croisements	3 × 10	et	(230 × 5) × (230 × 27)	
la variété 25 à partir des croisements	5 × 230	et	221 × A 49 *g*	
la variété 26 à partir des croisements	230 × A 49 *g*	et	(230 × 5) × (230 × 27)	
la variété 29 à partir des croisements	5 × 230	et	221 × A 49 *g*	
la variété 38 à partir des croisements	230 × 27	et	230 × A 49 *g*	
la variété 39 à partir des croisements	230 × 27	et	(230 × 5) × (230 × 27)	
la variété 70 à partir des croisements	230 × A 57 *a*	et	(230 × 5) × (230 × 27)	
la variété 93 à partir des croisements	230 × 57	et	230 × A 57 *a*	
la variété 125 à partir des croisements	221 × A 49 *g*	et	(230 × 5) × (230 × 27)	
la variété 129 à partir des croisements	147 × A 57 *a*	et	230 × 57	
la variété 141 à partir des croisements	230 × 57	et	230 × A 57 *a*	
la variété 142 à partir des croisements	230 × 57	et	230 × A 57 *a*	
la variété 220 à partir des croisements	230 × 27	et	(230 × 5) × (230 × 27)	
la variété 229 à partir des croisements	5 × 230, 230 × 27	et	230 × 57	
la variété 253 à partir des croisements	230 × A 49 *g*	et	230 × 57	
la variété 266 à partir des croisements	230 × 57	et	230 × A 57 *a*	
la sous-variété A 93 *a* à partir des croisements	230 × 57	et	230 × A 57 *a*	
la sous-variété A 254 *a* à partir des croisements	230 × A 49 *g*	et	10 × A 278 *b*	
la sous-variété A 265 *a* à partir des croisements	230 × 57	et	230 × A 57 *a*	
Rappelons que le géniteur A 278 *b* est issu lui-même du croisement			230 × A 49 *g*	

C) OBSERVATIONS.

a) Les caractères des nouveautés.

Sauf chez quelques « curiosités » (plutôt que « monstruosités »), la production de toutes les variétés nouvelles fixées précitées n'a révélé l'apparition d'aucun caractère vraiment nouveau (à l'exception peut-être des glumelles velues) ; toutes ces variétés ne font que combiner de façon nouvelle, s'il ne s'agit pas d'allèles, des caractères déjà connus et qui, en règle générale, appartenaient les uns à l'un des géniteurs, les autres à l'autre géniteur. S'il s'agit d'allèles, les variétés obtenues constituent pour le caractère considéré, déterminé certainement et en général par plusieurs gènes, une gamme d'intermédiaires entre les géniteurs, ou bien elles reproduisent le type de l'un d'eux. Il y a cependant quelques apparitions de formes à barbes lisses issues du croisement 230 (barbes épineuses) × 57 (mutique) et des surhybridations (230 × 5) × (230 × 27), la variété

5 étant trifurquée et les deux autres à barbes épineuses. On a constaté aussi, dans la descendance de ce dernier croisement, l'apparition plus inattendue de deux formes, l'une mutique, l'autre submutique. On a également observé l'apparition de quelques formes « *intermedium* » issues de croisement entre géniteurs *vulgare* dont l'un était mutique, ce qui paraît confirmer l'origine hybride des variétés mutiques. On a trouvé enfin quelques formes à caryopses verts ou foncés dans la descendance du croisement 147 × A 57 *a*, ces deux géniteurs ayant des caryopses clairs.

Mais il y a eu surtout d'assez nombreux cas de « transgression » en ce qui concerne la densité des épis car, parmi les variétés provenant de la surhybridation (230 × 5) × (230 × 27), il y a 17 variétés ou sous-variétés à épis plus denses que ceux de ces géniteurs.

Des transgressions analogues se sont manifestées dans les descendances des croisements 3 × 10 et 5 × 230, ainsi qu'une transgression inverse pour A 9 *b* à épis lâches, issue de 25 × 57 à épis respectivement denses et très denses.

Des surhybridations naturelles ne sont pas à exclure totalement comme explication possible de ces quelques anomalies et transgressions qui ne seraient alors qu'apparentes, car les circonstances n'ont peut-être pas toujours permis d'assurer parfaitement la protection des parcelles contre ce risque.

Mais la fréquence même des transgressions portant sur la densité des épis, caractère discuté par les systématiciens, semble assez peu compatible avec la rareté habituelle des hybridations naturelles.

La méthode utilisée pour créer des nouveautés, c'est-à-dire l'hybridation peut justifier l'absence d'apparition de caractères vraiment nouveaux (c'est-à-dire différents de ceux qui figurent au tableau VI, et de même importance que ceux-ci), les nouveautés ne résultant que de combinaisons nouvelles des différents aspects déjà connus des caractères utilisés dans ce tableau.

Mais il semble cependant que les mutations provoquées par divers chercheurs à l'aide de radiations diverses n'ont pas non plus jusqu'à présent, en ce qui concerne les caractères utilisés dans la présente étude, fait apparaître de types originaux différents de ceux que nous avons obtenus par hybridation (33, 42, 54).

b) **Les orges mutiques.**

L'examen du tableau VI montre qu'il n'y a pas encore d'orges mutiques nues à glumes larges. On n'en a pas encore trouvé, à notre connaissance tout au moins, dans la nature, et nous n'avons pu en fabriquer parce que nous ne disposions pas, à l'origine, de géniteurs

appropriés. Mais à présent que nous avons pu obtenir la sous-variété A 59 *a*, mutique, et les sous-variétés submutiques A 35 *a*, A 83 *a*, A 107 *a*, et A 131 *a*, toutes nues à glumes étroites, il sera vraisemblablement possible de les croiser avec des formes à glumes larges et de remplir ainsi, le cas échéant, les cases vides du tableau VI qui correspondent aux formes mutiques nues à glumes larges.

On notera d'ailleurs qu'il y a encore peu de variétés complètement mutiques nues à glumes étroites et qu'il n'y a aucune variété distique et mutique, vêtue ou nue, à glumes larges.

Le nombre relativement restreint de variétés complètement mutiques fixées prouve que le type mutique reste, chez les orges, exceptionnel et surtout difficile à fixer. Son instabilité relative se manifeste même chez les variétés qu'on peut considérer comme fixées et qui, néanmoins, ont souvent de très courtes barbes, notamment à la base des épis.

Il y a là une homologie assez frappante avec ce qu'on observe chez les blés diploïdes et tétraploïdes, et notamment, parmi ces derniers, chez le blé dur (*Triticum durum* DESF.) dont les formes mutiques (20) sont rares et mal fixées tandis que de telles formes sont très stables et très nombreuses chez les blés hexaploïdes, en particulier chez le blé tendre (*Triticum vulgare* HOST.).

c) Les orges « submutiques ».

Dans la descendance du croisement 25 (barbue) × 57 (mutique) ont été isolées trois sous-variétés fixées mutiques (à glumelles velues) appartenant à *H. vulgare* LAM., et aussi la sous-variété A 33 *a* caractérisée par l'absence de barbes aux épillets latéraux (à grains de mêmes dimensions que les grains centraux) et la présence de très courtes barbes aux épillets centraux, ce qui nous avait tout d'abord amené, en vertu de notre conception de la sous-espèce *H. intermedium*, à la classer dans cette sous-espèce. Mais comme les géniteurs sont tous deux de la sous-espèce *H. vulgare* LAM., il semble plutôt qu'elle doive être maintenue dans cette dernière sous-espèce et considérée par conséquent comme une sous-variété « submutique » affine d'une variété mutique de *H. vulgare* LAM., d'où la réserve que nous avons précédemment faite sur ce point dans notre définition du terme *H. intermedium* KÖRN.

Il est vrai que la sous-variété submutique A 129 *a* (*intermedium*) est issue du même croisement et que le croisement 3 (barbue) × 10 (mutique) entre géniteurs qui appartiennent aussi tous deux à *H. vulgare* LAM., a fourni 3 formes fixées, l'une barbue, la seconde à courtes barbes, la troisième submutique, qu'on est obligé de considérer comme « *intermedium* » à cause de la réduction, d'ailleurs légère, des dimensions de leurs grains latéraux.

Par ailleurs les croisements de l'orge polystique mutique 57 et de sa sous-variété A 57 *a* à glumelles velues avec les orges distiques barbues 145 (*nutans* SCHUB.), 147 (*nudum* L.) et 230 (*macrolepis* A. BR.) ont fourni des variétés nouvelles et fixées tout à fait mutiques et aussi des formes à grains latéraux mutiques et grains centraux portant de très courtes barbes, surtout à la base de l'épi.

On peut admettre que ces dernières formes sont aussi des sous-variétés affines de variétés mutiques. Toutefois, il est souvent difficile de savoir à laquelle des sous-espèces « *vulgare* LAM. » ou « *intermedium* KÖRN. » elles appartiennent.

Seule la réduction ou la non réduction de la taille des grains latéraux peut trancher la question.

d) **Les croisements intersubspécifiques.**

On pouvait penser, avant de commencer les hybridations, que les croisements entre « *deficientes* R. REGEL » et « *vulgare* LAM » fourniraient, outre des formes appartenant à l'une ou l'autre de ces deux sous-espèces, des variétés (fixées) se répartissant entre les sous-espèces : *intermedium* KÖRN., *nutantes* R. REG, et *irregulare* ABERG et WIEBE.

Or, parmi les formes fixées issues de ces croisements on trouve 40 *intermedium*, 11 *nutantes* (dont seulement 4 nouvelles), et seulement 2 *irregulare* (*deficientes-vulgare*) fournies par le croisement 230 × 27. Il est vrai qu'il peut être souvent difficile ou délicat de considérer les « *irregulare* » comme « fixées ».

Quant aux croisements entre *vulgare* LAM. et *nutantes* R. REGEL, ils ont fourni, outre des *vulgare* et des *nutantes*, des *intermedium*, mais pas de *déficientes* ni d'*irregulare*, ce qui paraît d'ailleurs normal.

Il semble donc que les croisements entre *vulgare* LAM. et *distichum* LAM. sl. peuvent donner naissance soit, fréquemment, à des *intermedium*, soit, beaucoup plus rarement, à des *irregulare*, mais on peut se demander si un même croisement peut produire à la fois les unes et les autres car aucun de nos croisements ayant produit des *intermedium* ou des *nutantes* n'a fourni d'*irregulare*, tandis que le seul croisement (230 × 27) ayant donné des *irregulare* n'a fourni ni *nutantes* ni *intermedium*.

Naturellement, il ne s'agit là que d'hypothèses suggérées par les constatations ci-dessus mentionnées, mais qu'il faudrait vérifier rigoureusement, en tenant compte aussi des formes non fixées également produites.

Il est très curieux de constater qu'il n'a été obtenu, dans les descendances fixées, qu'un petit nombre de « *nutantes* », de sorte que c'est dans cette sous-espèce que l'on trouve maintenant les séries les plus incomplètes. On n'y connaît notamment pas encore de formes trifurquées ou mutiques à glumes larges.

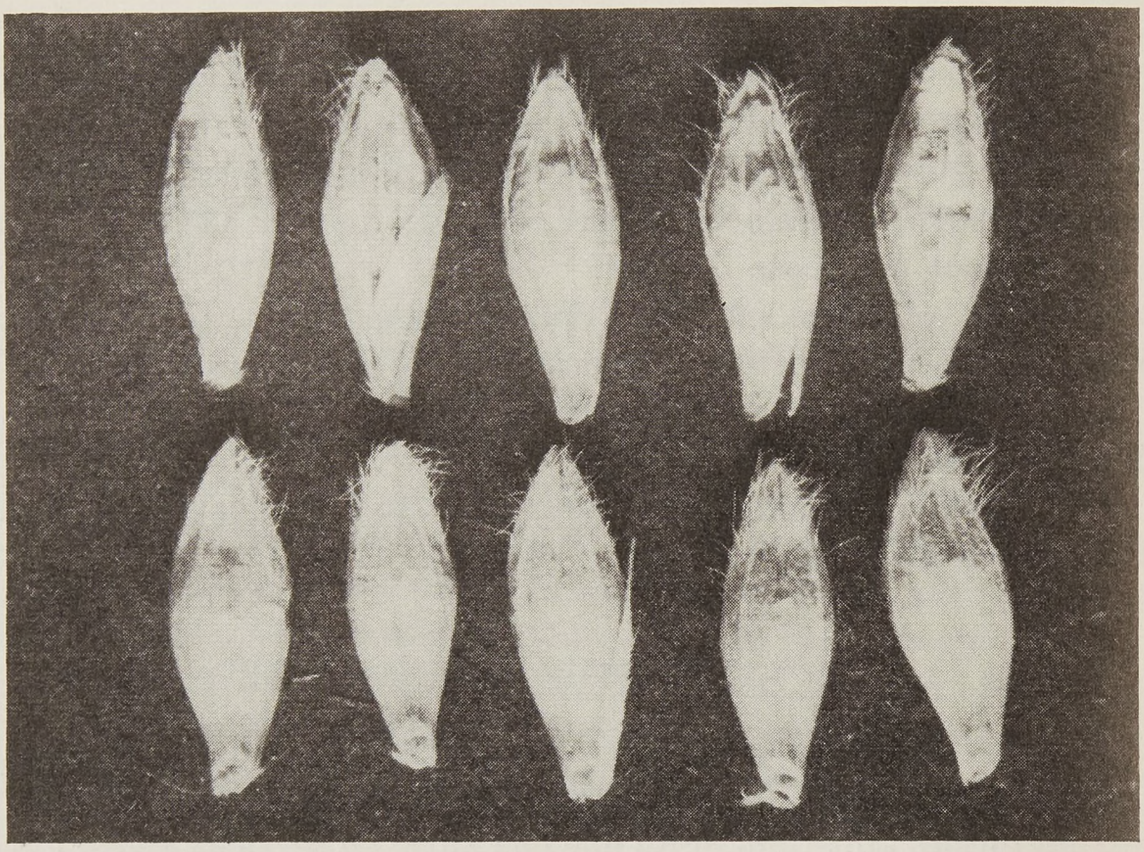


PHOTO 1. — Grains d'orge mutique à glumelles velues.

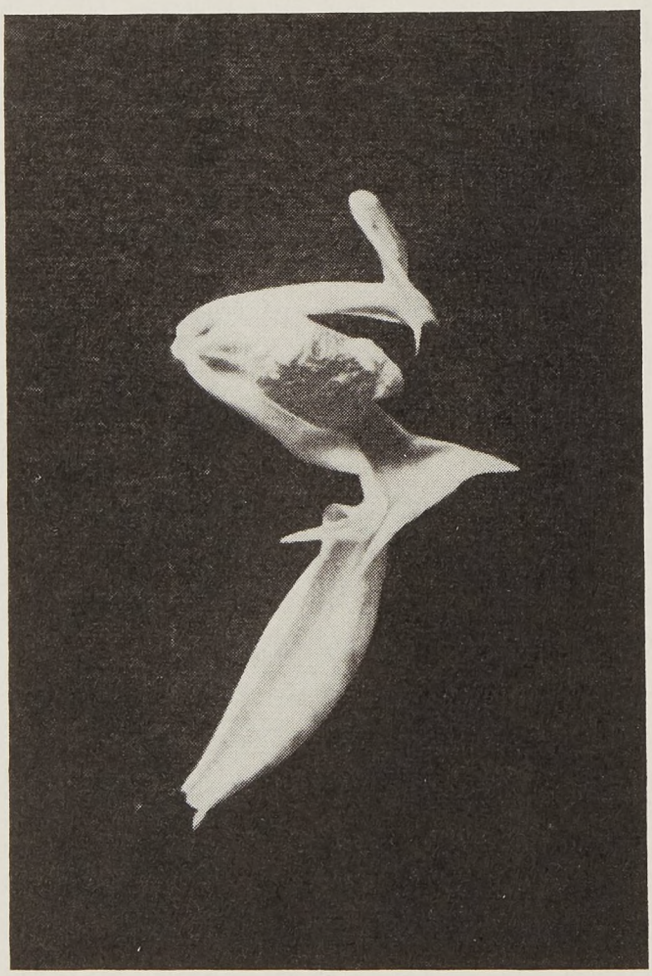


PHOTO 2. — Glume « à capuchon fertile » (grain produit et logé dans le capuchon).

e) Les curiosités obtenues.

Nous avons obtenu un certain nombre de formes, quelques-unes barbues, la plupart mutiques ou submutiques, à glumelles velues (photo 1), auxquelles on peut donner rang de sous-variétés.

ABERG et WIEBE avaient déjà signalé (5, 6) la présence de quelques poils mêlés aux épines des glumelles de certaines variétés, mais la villosité n'apparaissait pas abondante et se limitait aux nervures latérales ou dorsales. En outre il ne s'agissait pas d'orges mutiques.

Nous avons d'autre part obtenu (sauf dans la sous-espèce « *nutantes* ») de nombreuses formes trifurquées à glumes larges, dont les glumes sont elles-mêmes du type « *furcatum* », mais il semble qu'il s'agisse là, même si ce caractère n'a pas été décrit antérieurement, d'une conséquence normale de l'hypertrophie de la glume qui, dans les cas extrêmes, prend l'aspect de la glumelle inférieure.

Il est apparu aussi des formes trifurquées dont les capuchons, non seulement des glumelles, mais aussi des glumes, renferment souvent un grain supplémentaire (photo 2), et, dans ceux des glumelles, quelquefois deux.

Il y a certes là apparition d'un caractère différent de ceux qui ont été utilisés au tableau VI. La présence d'un grain supplémentaire logé dans le capuchon de la glumelle avait déjà été signalée par KÖRNICKE (39), mais considérée comme exceptionnelle.

Par contre les formes isolées à Rabat ont manifesté une aptitude héréditaire à porter de tels grains dans le capuchon. Il a paru cependant impossible d'en faire une véritable variété ou sous-variété parce que :

1° Il n'y a, quand ils existent, que quelques grains supplémentaires sur un même épi.

2° La production de tels grains, même chez les lignées héréditairement aptes à les produire, paraît liée aux possibilités de nutrition de la plante car, lorsque nos cultures ont été placées en terrain très sablonneux et très pauvre, il n'y a pas eu, dans ces lignées, de grains supplémentaires.

f) L'étude génétique des croisements effectués.

Il eût été particulièrement utile, donc souhaitable, de pouvoir inclure ici l'étude génétique précise des croisements effectués, de leurs disjonctions, de leurs descendances.

Mais cette étude, portant sur des travaux poursuivis pendant vingt-cinq ans à travers bien des événements et interrompus par plusieurs mobilisations, s'avère très compliquée et très longue en raison même de la masse considérable d'observations, de matériel végétal, et de documents accumulés.

Elle sera malheureusement très difficile, sinon impossible, à réaliser à cause des lacunes, également importantes, qui ont été provoquées par les circonstances.

C'est pour ne pas retarder davantage et excessivement la publication du présent mémoire que l'étude génétique des croisements effectués en a été disjointe, à notre très grand regret.

g) Intérêt agricole des formes nouvelles.

Il reste à signaler que, au cours de ces travaux prolongés, le souci de fabriquer des variétés intéressantes pour les agriculteurs n'a jamais été perdu de vue.

Il était en effet permis d'espérer que certaines formes seraient, en raison de leur productivité, de leur qualité, de leurs aptitudes, intéressantes pour la culture. L'orge 628 dite « Barlis », à barbes lisses (A 1 *d* = *H. rikotense* R. Reg.), créée à Rabat par hybridation : 1 × A 145*c*, soit : *pallidum* Körn. × *medicum* Körn., et à présent livrée aux agriculteurs du Maroc, en est un exemple (32).

Il n'est peut-être pas inutile non plus de rechercher la possibilité de conférer à de bonnes variétés agricoles déjà connues quelque caractère botanique original qui en faciliterait l'identification, donc le contrôle, et par conséquent la sélection conservatrice.

Enfin, nous pensons que certaines formes mutiques déjà fixées, et qui sont de belle apparence, pourraient peut-être un jour être avantageusement utilisées, parce que les barbes constituent toujours une gêne, d'abord pour le dépiquage, ensuite et surtout pour la consommation du grain par les animaux qui, en cas de mauvais ébarbage ou de mauvais nettoyage des grains battus qui leur sont donnés, sont condamnés à absorber des fragments de barbes et peuvent avoir à souffrir de l'introduction accidentelle de tels fragments, généralement épineux, dans leurs voies respiratoires. Les variétés à barbes lisses, telles que le cultivar 628 («Barlis ») constituent déjà sous cet angle une amélioration certaine.

V. — COMMENTAIRES

L'examen du tableau VI et les observations faites tout au long des travaux qui ont permis de le garnir, suscitent un certain nombre de réflexions concernant :

a) Les difficultés de la classification.

Le caractère inévitablement arbitraire de toutes les classifications entraîne, notamment si elles font intervenir des caractères quantitatifs continus tels que la densité des épis, ou la largeur des glumes, des diffi-

cultés et hésitations dans le classement des formes qui se situent à la limite de deux classes. Ce n'est pas là une constatation nouvelle, mais on pouvait espérer au début de ces travaux que de telles difficultés ne se produiraient pas à propos de la fertilité ou de la stérilité des épillets latéraux, parce que ce caractère semblait à priori qualitatif plutôt que quantitatif. Or, l'expérience montre que ce n'est pas le cas parce qu'il s'agit en réalité du degré de développement des épillets.

Ainsi, le type « *intermedium* » (au sens de KÖRNICKE) caractérisé par des épillets latéraux généralement fertiles mais mutiques, comprend en réalité une suite continue de formes allant des polystiques dont la réduction de fertilité, ou plus exactement de développement ou de luxuriance des épillets latéraux, peut ne se traduire que par le raccourcissement ou la suppression de leurs appendices (barbes, capuchons), jusqu'aux formes à épillets latéraux stériles mais allongés, aigus, et aristés ou non, en passant par toute la gamme des formes à grains latéraux plus ou moins réduits.

De même chez les distiques, entre « *nutantes* » et « *deficientes* » respectivement typiques, on trouve une suite de formes à épillets latéraux plus ou moins atrophiés et qu'il est alors difficile et obligatoirement assez arbitraire de classer dans une de ces deux sous-espèces plutôt que dans l'autre.

Un autre caractère « continu » qui nous a donné beaucoup de soucis pour la reconnaissance et la mise en place des sous-variétés est celui de la longueur des barbes, surtout chez les orges polystiques, dont les épillets centraux et latéraux diffèrent quelque peu à cet égard.

Nous avons relaté au chapitre précédent nos hésitations pour situer les formes ayant des épillets latéraux mutiques et des épillets centraux pourvus de très courtes barbes. On peut en effet être porté à les considérer comme affines, soit des variétés barbues, soit des variétés mutiques. On hésite aussi, même quand les grains latéraux ne sont pas réduits, à les considérer, soit comme *vulgare*, soit comme *intermedium* du fait que KÖRNICKE définissait *intermedium* seulement par l'absence de barbes aux épillets latéraux.

Finalement, nous avons tranché le débat en les considérant comme affines de variétés mutiques des sous-espèces *vulgare* LAM, ou *intermedium* KÖRN., suivant la dimension relative des grains latéraux dont l'appréciation n'est d'ailleurs pas toujours facile.

La stabilité relativement fragile des orges mutiques qui, fréquemment, laissent apparaître des épis à très courtes barbes, ne réduit pas l'embarras du systématicien.

Par analogie, on est conduit à considérer aussi, chez les distiques, les formes à barbes (épillets centraux) très courtes comme affines des variétés mutiques, et celles qui ont des barbes courtes comme affines des

variétés barbues. On conçoit aisément la difficulté de situer les formes dont les barbes ont une longueur intermédiaire ; la même difficulté se produit aussi bien chez les polystiques que chez les distiques entre les variétés à barbes normales et leurs sous-variétés à barbes courtes ; cette difficulté n'est qu'arbitrairement atténuée si l'on précise par des chiffres les mensurations ou les proportions limites.

D'autre part, l'existence de formes « *intermedium* » dont les grains latéraux, plus réduits que les centraux, ont des barbes également plus réduites, conduit soit à les confondre (dans les mêmes variétés) avec les formes correspondantes à épillets latéraux mutiques, soit à les considérer (comme nous l'avons fait) comme des sous-variétés de ces dernières, mais on peut se demander si l'inverse ne serait pas préférable, ou s'il ne vaudrait pas mieux maintenir la confusion.

Enfin, nous avons hésité à donner rang de sous-variétés aux formes à glumelles velues parce que ce caractère pourrait être aussi bien à retenir pour la détermination des jordanons, lignées et cultivars.

Hésitant entre le rang de linnéon qui ne se justifie pas, et celui de jordanon, nous avons adopté une solution moyenne en donnant à ce caractère le rang qui convient à la diagnose de sous-variétés.

Là encore, il n'est pas toujours facile de situer la limite entre orges à glumelles velues et orges à glumelles non velues, et les mêmes difficultés se présentent entre orges à barbes épineuses, plus ou moins épineuses, plus ou moins lisses et lisses.

Toutes ces constatations ne font que confirmer le caractère arbitraire de toutes les classifications, œuvres humaines et obligatoirement conventionnelles, mais dont il est impossible de se passer.

La classification reste un mal nécessaire ; elle est toujours conventionnelle, et c'est une raison de plus pour en respecter les conventions, c'est-à-dire s'efforcer de parler toujours le même langage. Déjà, les systèmes différents de classification rendent cette unité de langage bien difficile à réaliser, et les synonymies constituent une cause supplémentaire, importante, fâcheuse et pourtant évitable, de confusion.

Aussi, lorsqu'il s'agit de donner un nom à une forme que l'on croit nouvelle, faut-il être bien prudent et s'astreindre au préalable à un effort considérable de compilation qui peut paraître hors de proportion avec l'importance même du sujet.

En outre, ce travail ne peut pas être toujours parfait si l'auteur n'a pu disposer de toute la bibliographie nécessaire, si bien qu'après deux siècles de très laborieux efforts de la part des auteurs pour mettre de l'ordre dans la systématique des orges, on se trouve devant un nombre élevé de synonymies et parfois d'homonymies qui exigent un nouvel et considérable effort pour mettre de l'ordre et de l'unité, sinon dans la

classification, tout au moins dans les appellations des variétés et sous-variétés.

C'est ce que nous avons essayé de faire dans la mesure de nos possibilités, en rappelant ci-avant la liste des synonymies que nous avons pu relever au cours de nos travaux.

b) **L'efficacité du système proposé.**

Toutes les formes nouvelles ont effectivement trouvé place dans les cases du tableau VI, soit exactement, soit en qualité de sous-variétés.

Donc le système proposé a bien répondu à l'un de ses objectifs qui était de rendre aisée l'incorporation des formes nouvelles dans la classification déjà existante.

Toutefois la présentation de ce système sous forme d'un tableau à double entrée complété par une liste nominative et par un index alphabétique des variétés et sous-variétés surprendra certainement les botanistes habitués et rompus à l'usage des flores et de leurs clés.

L'expérience nous a cependant, et longuement, démontré la supériorité pratique de notre présentation pour tous ceux qui, sans être uniquement des systématiciens, ont à connaître des orges.

c) **Les orges à épis « rigides ».**

Si, pour les raisons précédemment exposées, nous avons volontairement renoncé à utiliser, pour la systématique linnéenne, les caractères signalés par BERGAL à propos des lodicules, c'est par contre avec regret que nous avons également renoncé à faire intervenir le qualificatif *rigidum* utilisé par ce même auteur (13) pour distinguer certaines formes, et en particulier certaines formes distiques à épis lâches (*H. nutans* SCHÜBL) caractérisées par leur épi raide et érigé.

Mais son introduction dans le système général eût considérablement alourdi celui-ci, et elle ne pourra être valablement tentée que lorsque l'inventaire des formes « *rigidum* BERG. » sera plus complet, ce qui n'est pas encore le cas.

On pourra, en attendant, préciser, si besoin est, l'aspect de certaines formes, lignées ou cultivars, en accolant pour chacune d'elles le qualificatif « *rigidum* BERG. », à la désignation latine de la variété ou de la sous-variété (déterminée à l'aide du tableau VI et de la liste des sous-variétés qui le complète) à laquelle elle appartient.

On rencontre en particulier ce faciès « *rigide* » de l'épi chez des formes distiques originaires de la partie orientale du Bassin Méditerranéen.

Il s'accompagne chez ces variétés, dont la densité des épis est, suivant les formes, tantôt celle de *H. nutans* SCHÜBL., tantôt celle de *H. erectum*

Schübl., tantôt à leur limite, de l'aspect des grains, qui sont *longs* (12 à 14 mm) et par conséquent relativement plats, avec des glumelles relativement épaisses. Ces grains sont donc fort différents des grains courts (8 à 10 mm), par conséquent plus globuleux, et à glumelles fines, des orges distiques, dites de brasserie, qu'on cultive en Europe.

Ces grains longs et plats sont identiques à ceux (tout au moins aux grains issus des épillets centraux) des escourgeons cultivés autour de la Méditerranée.

Il n'est pas sans intérêt de signaler que les formes appartenant aux sous-espèces *deficientes* R. Regel, et *irregulare* Aberg et Wiebe que nous avons pu observer à Rabat avaient toutes le faciès *rigidum*, tant par la rigidité de leur épi que par la forme et les dimensions de leurs grains.

Ce faciès n'apparaît donc pas comme exceptionnel, ni rare, ni secondaire.

d) **La forme et la taille des grains.**

Les caractères des grains ont retenu l'attention de nombreux botanistes, généticiens et systématiciens, en particulier pour la distinction des jordanons, lignées et cultivars, car il s'agit de caractères fins concernant la base du grain, les poils du pédicelle et les épines des glumelles, la villosité du sillon, etc, mais aucune attention soutenue ne semble avoir été systématiquement portée sur la forme, la taille et les dimensions des grains.

Cette négligence semble provenir de ce que les systématiciens qui, dans le passé, ont examiné des orges, ont vécu et travaillé dans le nord de l'Europe où l'on ne cultivait que des orges à petits grains arrondis. On doit pourtant se demander si ce n'est pas justement la nature des grains petits, arrondis, à fines glumelles, qui fut peut-être, à l'origine, une exception, exception qui motiva le choix et la culture des orges pourvues de tels grains, et provoqua ainsi leur extension géographique.

Körnicke et Werner (39,67) avaient cependant décrit des variétés (*H. coerulescens* Ser.) et des sortes méridionales à grains allongés, mais sans insister sur le faciès que leur longueur relative imprime aux grains.

Mais là encore l'inventaire général reste à faire.

Sous réserve de cet inventaire et de vérifications, il semble cependant que l'on pourrait classer, au moins en général :

1° *Dans un premier groupe*, à grains longs et plats :

H. deficientes R. Reg., sous-espèce méridionale (dans l'hémisphère nord) ;

H. irregulare Aberg et Wiebe, sous-espèce également méridionale ;

les formes méridionales (au faciès *rigidum* Berg.) de *H. nutantes* R. Regel ;

les formes méridionales de *H. tetrastichum* Körn.

2° *Dans un second groupe,* à grains courts et arrondis :

H. hexastichum L.

les formes non *rigidum* de *nutantes* R. Reg.

les formes non méridionales de *H. tetrastichum* Körn.

Il est difficile, faute d'inventaire à ce sujet, de classer les différents *parallelum* Körn. et les *intermedium* Körn. s. l.

Il semble donc que la forme générale du grain, caractère macroscopique très facile à distinguer, doté apparemment d'une signification écologique, pourrait être considérée comme un caractère linnéen, peut-être même plus subspécifique que variétal. Mais avant de l'adopter éventuellement comme tel, il conviendrait de déterminer, par de nouvelles études et de nombreuses mensurations, avec quelle précision et dans quelle mesure il pourrait être utilisable et utile.

Il s'agit là d'une suggestion qui mériterait, à notre avis, quelque attention de la part des chercheurs qui auront à l'avenir à s'occuper des orges.

e) La formation naturelle des variétés.

La possibilité, qui ressort de nos travaux et de l'examen du tableau VI, de fabriquer sans difficulté, à partir de quelques géniteurs, des séries homologues de nombreuses variétés et sous-variétés laisse à penser que, dans la nature elle-même où de nombreuses variétés existent sans qu'elles résultent de l'intervention de l'homme, il ne s'est pas nécessairement produit de très nombreuses mutations, encore moins de mutations « homologues ». Il a probablement suffi que se produisent, tout au moins au sein de chaque espèce, quelques formes aux allèles d'aspects bien différents, pour qu'ensuite, par le jeu des hybridations naturelles et des disjonctions ultérieures, apparaissent un grand nombre de « formes homologues ».

On rappellera à ce sujet que, sous le climat de Rabat tout au moins, les hybridations naturelles d'orges ne sont pas exceptionnelles. Nous en avons observé presque tous les ans dans notre collection entre polystiques et distiques et, dès 1933, nous signalions le fait (50).

La production de séries « homologues » de formes par suite de la réalisation, due à des hybridations, des différentes combinaisons possibles entre les différents caractères observés, constitue une explication sans mystère de l'existence de ces séries au sein d'une même espèce. Elle est plus satisfaisante que la croyance en l'apparition de nombreuses mutations homologues.

Cette explication n'enlève d'ailleurs rien à la valeur fondamentale de la loi de Vavilov sur les séries homologues de variations dans des espèces et même des genres différents, l'homologie des variations pouvant cependant se limiter à l'origine à quelques caractères. Ensuite les hybri-

dations intraspécifiques peuvent intervenir pour provoquer l'apparition de séries homologues de variations qu'on retrouve, plus ou moins complètes, dans les différentes sous-espèces et variétés, et aussi, parallèlement, en différentes espèces.

f) La distinction artificielle des variétés hybrides.

Beaven, il y a plus d'un demi-siècle, c'est-à-dire à l'aube des travaux de génétique appliquée, distinguait dans l'ensemble des variétés, les formes « hybrides » parce que créées par hybridation voulue, des autres.

Or cette distinction n'apparaît plus justifiée dès que les formes ainsi créées sont fixées et puisque la plupart des variétés naturelles sont elles-mêmes vraisemblablement d'origine hybride, mais aussi naturelle.

g) Unité de l'espèce H. Sativum Jessen.

Toutes les considérations qui précèdent confirment bien, semble-t-il et si besoin en est, « l'unité » de l'espèce [*Hordeum sativum* Jessen, malgré la multiplicité de ses formes et l'aspect si différent de ses formes extrêmes. La facilité avec laquelle ont été réussis tous les croisements (17, 19, 23, 31) entre variétés choisies parmi les plus différenciées (31) confirme encore mieux cette unité.

VI. — CONCLUSION

Nous avons longuement hésité à rédiger le présent mémoire à cause des lacunes qui n'ont pas permis d'y inclure l'étude génétique des croisements générateurs des variétés nouvelles. Mais, à la réflexion, il a quand même paru utile de le publier, sans plus attendre, sous forme de mise au point de la systématique des orges cultivées et de mise à jour du recensement des variétés et sous-variétés linnéennes existantes.

On a ainsi l'espoir de contribuer quand même à une connaissance meilleure et plus complète des orges cultivées, et surtout à l'utilisation plus facile de leur classification systématique qui, complétée par le présent travail, repose essentiellement sur les travaux de Körnicke (39) en langue allemande, de Beaven (15, 16), Harlan (34) et Aberg (2, 3, 4, 6) en anglais, de Orlov en russe (55, 56) traduits en anglais par Aberg (3), de Mansfeld (45) en allemand et transposés en espagnol par Alvarez Pena (9).

Par la même occasion se trouve donc comblée une lacune importante qui résultait de l'absence de toute classification générale des orges cultivées, exprimée en langue française.

REMERCIEMENTS

Nous tenons, avant de terminer cet exposé, à répéter que, tous ces longs et minutieux travaux sur les orges ont été effectués avec la très importante et très efficace participation de notre précieuse et très dévouée collaboratrice Mlle L. CAZAL, à qui nous ne saurons jamais exprimer une suffisante reconnaissance, car c'est à elle que revient, de beaucoup, la plus grosse part de mérite dans la réalisation des hybridations et dans le travail de séparation et de contrôle des formes obtenues, et c'est elle, en outre, qui a veillé étroitement pendant la guerre 1939-45 à la conservation et à la reproduction du matériel végétal en cours d'étude. Il nous est agréable d'adresser aussi nos remerciements à son collaborateur de longue date, M. Mohamed ben Larbi NOSMAI, dont le mérite et la modestie sont dignes de grands éloges.

Nous voulons également adresser des remerciements particuliers à M. Evert ABERG, de l'École Nationale supérieure d'Agriculture d'Uppsala, en Suède, à qui nous sommes redevable, non seulement de l'envoi de ses remarquables et importants travaux personnels sur les orges, mais aussi de la connaissance de la classification des orges cultivées établie par ORLOV (3) dont il a bien voulu nous faire parvenir en son temps l'exposé rédigé par ses soins en langue anglaise.

Enfin d'utiles précisions et indications nous ont été données par :

M. le Professeur Docteur R. MANSFELD, de l' « Institut für Kulturpflanzenforschung der deutschen Akademie der Wissenschaften zu Berlin », à Gatersleben.

M. le Professeur Docteur P. ZHUKOVSKI, Directeur de l' « Institut de Botanique appliquée et d'Amélioration des Plantes » de Leningrad, et Mme TROFIMOVSKAIA.

M. MENERET, Directeur de la Station d'Amélioration des Plantes de Dijon et son collaborateur M. de LARAMBERGUE.

Nous les en remercions très vivement.

RÉSUMÉ

Il est convenu d'appeler « *orges cultivées* » toutes les formes de l'espèce *Hordeum sativum* JESSEN qui sont à gros fruits, et dont le rachis de l'épi n'est point cassant à la maturité des grains.

L'auteur a voulu coordonner de façon pratique les systèmes de classification botanique de ces orges qui sont basés sur les principaux caractères des épis et des épillets. Pour y parvenir, il présente une classification générale des linnéons sous forme d'un tableau à double entrée (voir tableau VI) dont l'entrée verticale correspond aux caractères des épis, l'entrée horizontale à ceux des épillets. La conception de ce tableau s'inspire de la loi des séries homologues de variations de VAVILOV.

Pour ne pas donner à ce tableau, qui comprend 288 cases, de trop grandes dimensions, les variétés y ont été désignées par des numéros, les 104 cases vides correspondant à des variétés hypothétiques non encore signalées. L'auteur a voulu en effet édifier un système permettant l'incorporation ultérieure de nouveautés éventuelles sans que cette incorporation nécessite un bouleversement du système. Pour vérifier l'aptitude de celui-ci à de nouvelles incorporations, des croisements ont été effectués à Rabat, dans les descendances desquels ont été isolées 141 variétés et sous-variétés fixées, qui ont pu être effectivement incorporées dans la classification proposée, et qui ont ainsi garni 87 cases du tableau VI, où elles sont numérotées en caractères gras, tandis que les 97 autres cases numérotées correspondent à des variétés antérieurement signalées par d'autres auteurs.

La sous-espèce « *irregulare* » Aberg et Wiebe n'est pas incorporée dans le tableau VI ; toutefois l'utilisation de ce tableau et l'application de la règle de nomenclature préconisée par Orlov (3) permettent de situer et de dénommer aisément les variétés de cette sous-espèce, dont deux variétés ont été obtenues à Rabat.

Le tableau VI est lui-même complété par la liste nominative des variétés (correspondant au tableau VI) et de leurs sous-variétés, liste établie avec le souci d'y faire figurer toutes celles qui sont actuellement connues.

Le mémoire comprend également une liste alphabétique des variétés et sous-variétés avec indication de la place de chacune dans le système, et on y trouve aussi un rappel des synonymies ainsi que l'indication de certaines appellations éliminées ou non retenues.

En outre, le tableau VI révèle quelles sont les « séries de variations » encore incomplètes et il montre dans quelle mesure les travaux poursuivis à Rabat ont permis de compléter partiellement nombre de séries, notamment d'une part (entrée verticale du tableau) chez les sous-espèces « *intermedium* Körn. s. l. et « *déficientes* R. Regel », d'autre part (entrée horizontale du tableau) chez les formes à glumes larges et chez les formes mutiques (ou submutiques).

Il est à noter qu'il y a peu de formes nouvelles fixées appartenant à la sous-espèce « *nutantes* R. Regel ».

L'auteur signale enfin l'apparition, dans les descendances fixées de certains croisements, de quelques curiosités : formes à glumelles velues, formes trifurquées à glumes larges et trifurquées, formes trifurquées héréditairement aptes à produire des grains supplémentaires logés dans les capuchons des glumelles et même des glumes.

Pour terminer, il insiste sur le caractère conventionnel des classifications, qui constituent pourtant « un mal nécessaire », et dont il faut par conséquent respecter les conventions pour éviter des confusions ; il suggère l'exécution de certaines études relatives à la forme et à la taille des grains, confirme « l'unité » de l'espèce *Hordeum sativum* Jessen, et souligne que l'existence de « séries homologues » de variétés au sein d'une même espèce peut s'expliquer par un nombre relativement restreint de mutations suivies d'hybridations naturelles et par les disjonctions qui en découlent. Cette explication peut être considérée comme satisfaisante pour les « orges cultivées » qui, au moins sous certains climats, et notamment à Rabat, s'hybrident naturellement assez fréquemment.

Reçu pour publication le 15 *mai* 1959.

SUMMARY

Botanical classification of cultivated barleys and new barley varieties.

It is an agreed practice to call « cultivated barleys » all those forms of the species *Hordeum sativum* JESSEN which bear large grains and the ear-rachis of which does not break up at maturity.

The author's aim was to find a practical way of co-ordinating all the botanical systems of classification of barleys based on the main ear and the spikelet characteristics. He thus gives the general classification of the linnean species in a table with a double entry (cf. table VI) ; the columns correspond to ear characteristics, and the lines to spikelet characteristics. The principle of this table is derived from VAVILOV's law of homologous series of variation.

In order to avoid too large an increase of the dimensions of this table, which includes 288 divisions, the varieties have been given numbers ; 104 divisions remain empty, they correspond to hypothetical varieties not yet discovered. The author wanted to build up a scheme which would allow for potential new varieties to be included without upsetting the whole frame-work. In order to test the ability of the system to take up further inclusions, crosses have been realized at Rabat, among the progenies of which 141 pure varieties and sub-varieties were insolated. It was actually possible to include them into the proposed classification, where they fill 87 divisions of table VI, with numbers printed in heavy type ; the 97 other entries correspond to varieties previously described by other authors.

The sub-species « *irregulare* » ABERG WIEBE is not included in table VI ; the use of this table, however, and the application of the rule of nomenclature held forth by ORLOV (3) enable to place and to name with care the varieties of this sub-species, 2 of which have been obtained at Rabat.

Table VI is completed by the list of the names of the varieties (corresponding to that table) and of their sub-varieties ; a special emphasis was placed on the inclusion of all varieties presently known.

This study includes also an alphabetical list of the varieties and sub-varieties, with an indication of the place of each within the system, together with the mention of synonymies and of certain names not kept or abolished.

Table VI, moreover, shows which « series of variation » are still incomplete and also how far the studies carried on at Rabat enabled to partially fill in some series especially on the one hand (columns) those of sub-species « *intermedium* KÖRN. s. l. » and « *deficientes* R. REGEL » and, on the other hand (lines) those broad-glumed and those awnless (or sub-awnless).

Noteworthy is the fact that very few of the newly isolated pure varieties belong to the sub-species « *nutantes* R. REGEL ».

The author finally mentions the appearance of some curiosities, among the fixed progenies of certain crosses : forms with hairy pales, trifurcate forms with broad and trifurcate glumes, trifurcate forms with a hereditary aptitude to produce additional grains in the hoods of the pales and even of the glumes.

Eventually, he emphasizes the conventional character of classifications which are however a « necessary evil », and the conventions of which are therefore to be followed, if confusions are to be avoided ; he suggests to carry on certain studies concerning form and size of grains ; he confirms the « unity » of the species *Hordeum sativum* JESSEN, and stresses the fact that the exis-

tence of homologous series of varieties within the same species may be explained by a relatively small number of mutations followed by natural hybridizations and by the disjunctions deriving therefrom. This explanation may be considered as satisfactory for the « cultivated barleys » which, at least under certain climatic conditions, and especially at Rabat, do naturally hybridize quite frequently.

ZUSAMMENFASSUNG

Versuch einer botanischen Klassifikation der angebauten Gerste.

Unter « angebauten Gerste » versteht man verabredetermassen alle Formen der Art *Hordeum sativum* JESSEN die grosse Früchte besitzen und deren Ährenhalm bei der Reife nicht brüchig ist.

Der Verfasser hat sich zum Ziel gesetzt die verschiedenen botanischen Klassifikationssysteme welche sich auf die wichtigsten Ähren und Ährchenmerkmale stützen praktisch zu koordinieren. Dies wurde dank einer Tabelle (siehe T. VI) deren vertikaler Zugang den Ährenmerkmalen und deren horizontaler Zugang den Ährchenmerkmalen entspricht, erreicht. Die Schöpfung dieser Tabelle lässt sich von dem Gesetz der homologen Variationsserien von VAVILOV leiten.

Diese Tabelle umfasst 288 Abteilungen. Die Varietäten wurden durch Nummern gekennzeichnet ; 104 leere Abteilungen entsprechenhypothetischen, noch nicht signalisierten Varietäten ; das Ziel des Verfassers war nämlich ein System das ein späteres Hinzufügen von etwaigen neuen Varietäten erlaubt, aufzubauen. Zu diesem Zwecke wurden, in Rabat, Kreuzungen durchgeführt aus deren Nachkommenschaft 141 reine Varietäten und Untervarietäten, die effektiv in die genannte Klassifikation eingegliedert werden konnten, ausgelesen. Diese Formen füllen 87 Abteilungen der Tabelle VI ans und sind in dicker Druckschrift numeriert, während die 97 weiteren numerierten Abteilungen früher durch andere Verfasser gekennzeichneten Varietäten entsprechen.

Die Unterart « *irregulare* » ABERG u. WIEBE wurde nicht in die Tabelle VI eingegliedert ; die Anwendung dieser Tabelle sowie der Nomenklaturvorschrift von ORLOV (3) erlaubt zwar die Varietäten dieser Unterart, von welcher 2 in Rabat gezüchtet wurden, zu präzisieren und zu benennen.

Die Tabelle VI wurde durch die nominative Liste der Varietäten und Untervarietäten ergänzt. Der Bericht enthält ebenfalls eine alphabetische Liste der Varietäten und Untervarietäten mit der Anzeige ihrer Plätze in der angegebenen Klassifikation, mit einer Wiederholung der Synonimie sowie der Kennzeichnung früheren oder verfallenen Benennungen.

Darüber hinaus ist es möglich, in derselben Tabelle, die noch unvollkommenen « Variationsserien » festzustellen. Serien die in Rabat teilweise vervollständigt werden konnten, so z. B. (vertikaler Zugang) mit den Unterarten « *intermedium* » KÖRN s. l. » und *deficientes* R. REGEL und (horizontaler Zugang) mit den breitspelzigen und grannenlosen (oder beinahe grannenlosen) Formen

Dabei ist zu bemerken dass es wenig neue reine Formen der Unterart « *nutantes* R. REGEL » gibt.

Der Verfasser erwähnt das Erscheinen, in den beständigen Nachkommenschaften gewisser Kreuzungen, von Seltenheiten : Formen mit behaarten

Deckspelzen, Formen mit dreifachgespalteten breiten Hüllspelzen, dreifachgespalteten Formen die erblich überzählige Körner in den Spelzen bilden.

Zum Schluss hebt der Verfasser konventionellen Charakter der Klassifikationen, die ein notwendiges Übel darstelle und die aber getreu gefolgt werden müssen, hervor. Er regt die Durchführung von gewissen Studien über die Form und die Grösse der Körner an, bestätigt die « Einheit » der Art *Hordeum sativum* JESSEN, und untersteicht dass das Bestehen von « homologen Variationsserien » innerhalb einer Art sich durch eine verhältnismässig geringe Anzahl von Mutationen, gefolgt von natürlichen Kreuzungen und von den entstandenen Aufspaltungen, erklären lässt. Diese Erklärung kann für angebaute Gerste die unter gewissen klimatischen Verhältnissen, so z. B. in Rabat, sich ziemlich oft natürlich kreuzen, als befriedigend angesehen werden.

РЕЗЮМЕ

Условленно называть культурными ячменями все формы вида Hordeum sativum Jessen, с крупными плодами и с неломким рахисом колоса в момент вызревания зерен.

Автор хотел координировать, практически, системы ботанической классификации основанной на главных характерах колоса и колосков. Для этого он представляет общую классификацию линнонов в форме таблицы с двойной ориентацией : характеры колоса представленны вертикально, характеры колоска-горизонтально. Расположение таблицы основанно на законе серийных изменений Вавилова.

Таблица содержит 288 квадратов и для ея упрощения сорта означенны номерами : 104 пустых квадрата соответствуют предполагаемым, еще неизвестным сортам, так как автор хотел построить систему, позволяющую включить, впоследствии, возможные новинки, без необходимости какой-либо перестройки таблицы. Чтобы проверить ея епособность к новым включениям, в Рабате, были осуществленны скрещивания, в потомстве которых было изолированно 141 фиксированных сортов и под-сортов, которые, действительно включались в предложенную классификацию, заполняя 87 квадратов таблицы VI, где они обозначенны жирным шифром, тогда как 97 других нумерованных квадратов соответствуют сортам ранее указанных другими авторами.

Под-вид irregulare Aberg et Wiebe не фугурирует в таблице VI; однако ея употребление и приложение правила номенклатуры предложенной Орловым, позволяют вписать и легко отличать сорта этого подвида, два сорта котораго были полученны в Рабате.

Таблица VI пополняется номинативным списком сортов (соответствующих этой таблице) и их под-сортов.

Этот список составлен с заботой перечисления всего известнаго, в данный момент, материала.

В работе есть так-же алфавитный перечень сортов и под-сортов с указанием места занимаемаго в этой системе, даются синонимы и некоторые непринятые или исключенные названия.

Сверх того, таблица VI открывает еще неполные серии вариаций и указывает, в какой степени работы, осуществляемые в Рабате, позволили пополнить, частично, число серий, а именно : с одной стороны (вертикально) у подвида intermedium Körn s. l. и deficientes R. Regel и с другой сто-

роны (горизонтально) у форм с широкими внешними цветковыми чешуями и у форм безостых (или полу-безостых).

Нужно отметить, что имеется мало новых фиксированных форм принадлежащих к под-виду nutantes R. Regel.

Автор указывает, наконец, появление, в фиксированном потомстве некоторых скрещиваний, нескольких курезов : формы с опушенными внутренними цветковыми чешуями, формы трехвильные (trifurcatum) с широкими трехвильными чешуями, формы трехвильные способные, наследственно образовывать придаточные зерна расположенные в пазухах цветковых чешуй внутренних и даже во внешних.

В конце, он подчеркивает условный характер классификации, который представляет, однако, « необходимое зло », правила котораго следует, все-же, соблюдать во избежание смешения; он предлагает осуществление работ относительно формы и размеров зерновок, подтверждает единность вида Hordeum sativum Jessen и настаивает на том что существование « гомологических серий » сортов, в данном виде, может обясняться сравнительно слабым количеством мутаций с последующими естественными скрещиваниями а так-же и исходящими из них расщеплениями. Это об'яснение может быть удовлетворительным для культурных ячменей, которые, по крайней мере при известных климатах, а именно в Рабате, гибридируются, естественно, довольно часто.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

(1) Aberg (E.). — *Hordeum agriocrithon* nov. sp., wild six rowed barley. *Annals of the Agricultural College of Sweden*, **6**, 159-216, 1938.

(2) Aberg (E.). — The taxonomy and phylogeny of *Hordeum* L. sect. *Cerealia* Ands, with special reference to Thibetan barleys. *Symbolae Botanicae Upsalienses* IV, 156 pages, Uppsala 1940.

(3) Aberg (E.). — The classification of subspecies and varieties of *Hordeum sativum* Jessen (Extracts from the paper on barley by A. A. Orlov, published in russian in *Flora of cultivated plants* II. Moscou. Léningrad 1936). *Fedde repertorium* L. 10, p. 1-18, juin 1941.

(4) Aberg (E.). — Irregular barley, *Hordeum irregulare* sp. nov. *Journal of the Washington Academy of Sciences*. **35**, n° 5, 161-164, 15 mai 1945.

(5) Aberg (E.) — Wild and cultivated barley, with pediceled florets. *Kungl. Lantbrukshögskolans Annaler*, **23**, 315-322, Uppsala 1957.

(6) Aberg (E.) et Wiebe (G. A.). — Classification of barley varieties grown in the United States and Canada in 1945. *Technical Bulletin* n° 907, *U. S. Dept of Agriculture*, Washington D. C., 190 pages, mai 1946.

(7) Aberg (E.) et Wiebe (G. A.). — Taxonomic value of characters in cultivated barleys. *Technical Bulletin* n° 942. *U. S. Dept of Agriculture*, Washington D. C., 88 pages, mars 1948

(8) Archer (E.). — A classification and detailed description of the barleys of Australia. *Institute of Science and Industry. Bulletin* n° 22, 33 pages, Melbourne 1922.

(9) Alvarez Pena (M.). — La clasificacion varietal de las cebadas cultivadas. *Anales de la Estacion experimental de Aula Dei*, **2**, n° 3-4, 234-249, Saragosse 1952.

(10) Atterberg (A.). — Die Varietäten und Formen der Gerste. *Journ. für Landw.*, **47**, Band 1, 1-44, Berlin 1899

(11) Bakhteyev (F. H.). — Une nouvelle classification des orges cultivées (en russe)., *Doklady Akad. Nauk.*, U. R. S. S., *59*, 973-976, 1948.

(12) Bakhteyev (F. H.). — A fossil form of cultivated barley : *hordeum lagunculiforme* mihi. *Kungl. Lantbrukshögskolan Annaler*, **23**, 309-314, Uppsala 1957

(12 *bis*) Baouman (A.). — Barley with orange lemmas (en russe, résumé en anglais) *Bulletin of applied botany and plant breeding*. XVI, n° 3, 181-186, Leningrad 1926.

(13) Bergal (P.). — Les lodicules et leur utilisation dans la systématique du genre *Hordeum*. *Annales des Sciences Naturelles, Botanique* IIe *série*, IX, 269 pages, 1948, et Masson et C^le, éditeurs. Paris 1949.

(14) Bergal (P.) et Friedberg (L.). — Essai d'identification des orges cultivées en France. Extrait des *Annales des Epiphyties et de Phytogénétique*, VI, fasc. 2, 3, 4, 306 pages, Paris 1940.

(15) Beaven (E. S.). — Varieties of barley. *Journ of the Federated Institutes of Brewing*, VIII, n° 5, 542-594, Londres, 1902.

(16) Beaven (E. S.). — *Barley : Fifty years of Observation and Experimentation*, 394 pages, Duckworth, Londres 1950.

(17) Biffen (R. H.). — The hybridisation of barleys. *Journ. Agric. Science*, **2**, 183-206, 1907.

(18) Blaringhem (L.). — Valeur spécifique des divers groupements de blés (*Triticum*). *Mémoires du Laboratoire de Biologie Agricole. Institut Pasteur*, 100 pages, Paris 1914.

(19) Blaringhem (L.). — Études sur les hybrides d'orges (*Hordeum*). *Annales de la Science Agronomique française et étrangère*. 38e année, 6e série, n° 4, 177-230, Paris, juillet-août 1921.

(20) Bœuf (F.). — Le blé en Tunisie, vol. 1. La plante. Le milieu physico-chimique. *Annales du Service Botanique et Agronomique*, VIII, 454 pages, Tunis 1931.

(21) Bonnier (G.) et de Layens (G.). — *Flore complète portative de la France et de la Svisse*. Librairie générale de l'Enseignement, 426 pages, Paris 1932.

(22) Broili (J.). — Uber die Unterscheidungsmerkmale der Distichumgruppe (zweizeilige Gerste). *Journ. Landw.*, **56**, 129-130, 1908.

(23) Caudwell (A.). — Possibilités d'obtention d'orges à six rangs à gros grains latéraux à partir de croisements d'orges *Hexastichum* × *Distichum*. Institut National de la Recherche Agronomique. *Annales de l'Amélioration des Plantes*, n° 2, 191-216, Paris 1956.

(24) Clemencet (C.). — Sur une forme nouvelle d'orge à deux rangs. *Comptes rendus des séances de l'Académie des Sciences*, **220**, n° 1, 59-61, Paris 1945.

(25) Covas (G.). — Observaciones sobre la taxonomia de las cebadas cultivadas y formas relacionadas. *Inform. Invest. Agr. I. D. I. A.*, **2**, n° 24, p. 7 (abstract), Buenos-Aires 1949.

(26) Covas (G.). — Numero de cromosomas de las especies de *hordeum*. *Revista argentina de Agronomia*. XIX, 1-53, 1952.

(27) Dieudonné (P.) et Moes (A.). — Classification et identification des races d'orges cultivées en Belgique, in « Classification et identification des races de froment, orge (pp. 139-206), avoine et épeautre cultivées en Belgique », par Em. Larose, P. Dieudonné, L. Lacroix, A. Moes, L. Noulard, et Ch. Bonnier. 305 pages. Publié dans le *Bulletin de l'Institut Agronomique et des Stations de Recherches de Gembloux*. Janvier 1956.

(28) Flaksberger (C.). — Bestimmungstabellen der Varietäten der echte

Getreidearten nach KÖRNICKE. *Bulletin des Bureau für angewandte Botanik*, **1**, 96-137, 1908.

(29) GRILLOT (G.). — Réflexions sur les méthodes de travail de la recherche agronomique au Maroc, in « Conférences faites en 1954 au Comité franco-marocain de la Recherche Scientifique ». *Bulletin de l'Enseignement Public au Maroc*. Numéro spécial, p. 10-23, août 1954.

(30) GRILLOT (G.). — *Essais de semences. Actualité des problèmes techniques et des règles internationales*. Service de la Recherche Agronomique, 59 pages, Rabat 1956.

(31) GRILLOT (G.). — Note sur la classification botanique des orges cultivées ; création de nouvelles variétés. *Comptes rendus des séances mensuelles de la Société des Sciences Physiques et Naturelles du Maroc*, n° 8, p.156-160, Rabat 1957.

(32) GRILLOT (G.) et CAZAL (L.). — *L'utilisation régionale des variétés sélectionnées de céréales d'automne : blé, orge, avoine*. Service de la Recherche Agronomique, 5 pages, Rabat 1956.

(33) GUSTAFSSON (A.) et ABERG (E.). — Two extreme X-ray mutations of morphological interest. *Hereditas*, XXVI, 257-261, 1940.

(34) HARLAN (H. V.). — The identification of varieties of barley. *Bulletin 622, U. S. Dept. of Agriculture*, 32 pages, Washington DC. 1918.

(35) HARLAN (H. V.) et HAYES (H.). — Occurrence of the fixed intermediate *Hordeum intermedium haxtoni* in crosses between *Hordeum vulgare pallidum and Hordeum distichon palmella*. *Journ. of agricultural research*, XIX, II, 575-591, Washington 1920.

(36) HEUZÉ (G.). — *Les plantes alimentaires*, 2 vol., 576 pages, Paris 1872.

(37) JOHNSON (I. J.) et ABERG (E.). — The inheritance of brittle rachis in barley. *Journ. of the American Society of Agronomy*, **35**, n° 2, 101-106, février 1943.

(38) KAMM (A.). — The discovery of wild six-rowed barley and wild *hordeum intermedium* in Israël. *Kungl. Lantbrukshögskolan Annaler*, **21**, 287-320, Uppsala 1954.

(39) KÖRNICKE (F.). — *Die Arten und Varietäten des Getreides* in KÖRNICKE (F.) et WERNER (H.). *Handbuch des Getreidebaues*, vol. I, 470 pages Bonn 1885.

(40) KÖRNICKE (F.). — *Die Hauptsächlichsten Formen der Saatgerste*, 15 pages, Bonn 1895.

(41) LAMBERT (J. W.) et LIANG (T. J.). — Studies of various characters of six-rowed segregates from crosses between two-rowed and six-rowed barleys. *Agron. Journ.*, **44**, 364-369, 1952.

(42) LAWRENCE (T.). — The production of mutations by the irradiation of Montcalm barley. *Canadian Journal of Botany*, **33**, n° 6, 515-530, novembre 1955

(43) LINDEMAN (J. C.). — Het onderzoek van gestrassen aan de korrel. *Med. nat. com Browgerst (Bot. Mus. Herb. Utrecht)*, n° 13, p. 197-214, 1947, non vu, Abstract 115 in *Food crops abstracts*, 2-1, p. 25, 1949.

(44) LJUBIMOVA (V. F.). — The local barley of Kirgizia (en russe). *Selekija i Semenovodstvo*, n° 10, p. 19-23, 1949.

(45) MANSFELD (D.). — Das morphologische System der Saatgerste *Hordeum vulgare* L. sl. *Der Züchter*, **20**, fasc 1/2, 8-24, Berlin 1950.

(46) MIEGE (E.), assisté de DUFRESSE (M.) et GRILLOT (G.). — *Les Orges marocaines*. Gouvernement Chérifien. Direction Générale de l'Agriculture, du Commerce et de la Colonisation, 184 pages, Rabat 1924.

(47) MIEGE (E.). — Sur la maturité comparée des céréales. *Revue de Botanique appliquée et d'Agriculture coloniale*, VI, **58-59**, 335-344 et 429-438, juin-juillet 1926.

(48) MIEGE (E.). — Note sur une variété spéciale d'orge marocaine. *Bulle-*

tin de la Société des Sciences Naturelles du Maroc, tome VIII, n° 4-6, 144-148, 30 juin 1928.

(48 *bis*) MIEGE (E.). — Modification variétale chez une orge distique. *Bulletin de la Société Botanique de France*, **77**, 42-44, 1930.

(49) MIEGE (E.). assisté de COURTINE (J.). — *Les plantes fourragères au Maroc*, 1ere *partie, Graminées*, Editions de la Terre Marocaine, 230 pages. 1934.

(50) MIEGE (E.) et GRILLOT (G.). — La staurogamie des orges cultivées. *Bulletin de la Société des Sciences Naturelles du Maroc*, XIII, n° 4-6, 153-155, 30 juin 1933.

(51) MIEGE (E.) et GRILLOT (G.). — Les ramifications de l'inflorescence dans le genre *Hordeum*. *Comptes rendus des séances du Congrès de l'Association française pour l'avancement des sciences*, p. 153-155, Rabat 1934.

(52) MIEGE (E.) et GRILLOT (G.). — Note sur les variations observées dans la nature des espèces élémentaires d'orges de brasserie *Hordeum distichum* L., cultivées au Maroc. *Le Sélectionneur*, IV, fasc. I, 26-49, mars 1935.

(53) NAKAO (S.). — On waxy barley. *Seiken Jiho. Biological report*, n° 4, 111-113, 1950, in *Plant Breeding abstracts*, XXII, n° 1, p. 78, n°393, 1952.

(54) NYBOM (M.). — Mutation types in Barley. *Acta Agriculturae Scandinavica*, vol IV, 430-455, Stockholm 1954.

(55) ORLOV (A. A.). — Barleys of Arabia. *Bull. of applied Botany, of genetics and Plant Breeding*, Série V, n° 2, 1-40, Leningrad 1924.

(56) ORLOV (A. A.). — The most important agronomical and botanical forms of barley (*Hordeum sativum* JESSEN) studied on the background of the collection of barleys in the possession of the Institute of Plant Industry, and the principal varieties of spring barleys in U. R. S S. *Bull. of applied Botany, of genetics and plant breeding*, XXVII,329-382, Leningrad 1931.

(57) PORTERES (R.). — Les appellations des céréales en Afrique. I. « Les orges ». *Journal d'Agronomie tropicale et de botanique appliquée*, V, n° 1, 14-34, 1958.

(58) REGEL (R.). — Glattgrannige Gersten. *Bulletin des Bureau für angewandte Botanik*, **1**, 5-85, 1908.

(59) SANVICKI (J.). — An interesting form of cultivated barley *Hordeum sativum* JESSEN (en polonais, résumé en anglais). *Acta Soc. Bot. Polon.*, **22**, 605-615, 1953.

(60) SCHIEMANN (E.). — New results on the history of cultivated cereals. *Heredity*, **5**, Part. 3, 303-320, décembre 1951.

(61) SCHULTE (H. K.). — Untersuchungen zur Genetik und zur physiologischen Funktion der Granne bei der Gerste. *Zeitschrift für Pflanzenzüchtung*, **34**, n° 2, 157-196, 1955.

(62) SIM (J.). — A classification and description of barley varieties grown in South Africa. *Science bulletin*, n° 78. *Union of South Africa. Dept of Agriculture*, 34 pages, janvier 1929.

(63) VAVILOV (N. I.). — The law of homologous series in variation. *Journ. of Genetics*, XII, 47-90, avril 1922.

(64) VAZART (Mme J.). — Observations sur la morphologie des chromosomes de l'orge *Hordeum vulgare* L. et sur leur évolution au cours de la mitose. *Revue Générale de Botanique*, **56**, 477-496, Paris 1949.

(65) VILLENA (L. M.). — La identificacion de cultivars en cebada. *Anales de la Estacion experimental de Aula Dei*, IV, n° 1-2, 1-14, Saragosse 1955.

(66) VOSS (A.). — Versuch einer neuen Systematik der Saatgerste. *Journ. Landw.*, fasc. 33, 271-282, 1885.

(67) WERNER (H.). — *Die Sorten und der Anbau des Getreides*, in KÖRNICKE (F.) et WERNER (H.). *Handbuch des Getreidebaues*, vol, II, 1008 pages. Bonn 1885.

(68) WIGGANS (R. G.). — A classification of the cultivated varieties of barley. *Agric. Exp. Station Cornell University. Mémoire* 46, pages 365-456. Ithaca-New York, 1921.

TECHNIQUES DE PRODUCTION ET DE CONTROLE DES BETTERAVES POLYPLOÏDES

PAR

S. ESSAD et H. TOUVIN

Station centrale de Génétique et d'Amélioration des Plantes, Versailles.

PLAN DU MÉMOIRE

Introduction.

I. — Valeur économique comparée des betteraves polyploïdes.

II. — Techniques de production des betteraves polyploïdes.

III. — Techniques rapides de dénombrement chromosomique.
A. Coloration à l'Orcéine acétique.
B. Coloration à la Nigrosine acétique.

IV. — Procédés de dépistage par corrélation.
A. Caractères macroscopiques divers.
B. Caractères microscopiques divers.
C. L'examen des chromocentres nucléolaires.
D. La méthode des chloroplastes.

V. — Résumé et Conclusion.

Références bibliographiques.

INTRODUCTION

Dans le domaine de l'utilisation de la polyploïdie, l'amélioration de la Betterave à sucre pose deux problèmes particuliers qui se superposent au problème général de la sélection traditionnelle : problème de *création des souches tétraploïdes* et problème de *production des variétés polyploïdes* qui doivent renfermer une proportion de triploïdes aussi élevée que possible. Ces deux phases du cycle de production sont dominées par la nécessité d'un *contrôle* : soit du degré de ploïdie des plantes qui ont

subi le traitement polyploïdisant, et de leurs descendants directs soit de la valeur ploïdique du produit final, c'est-à-dire de la semence livrée au commerce.

Si les techniques d'écrasement permettent la numération chromosomique en un minimum de temps eu égard aux exigences matérielles inhérentes au but recherché, il demeure cependant souhaitable de leur substituer l'utilisation de *caractères corrélatifs* du degré de ploïdie, d'observation plus facile et plus rapide, ne nécessitant pas l'intervention d'un personnel particulièrement qualifié.

Nous étudierons donc dans le présent article les possibilités offertes à cet égard par différents caractères de morphologie externe ou cellulaire après avoir décrit deux procédés rapides de préparations chromosomiques permettant le dénombrement des chromosomes qui demeure la méthode de référence. Et pour donner à cette publication une portée plus générale nous tenterons de faire dès l'abord une mise au point des travaux actuels qui visent à préciser l'intérêt économique de la polyploïdie chez la betterave à sucre et à résoudre les problèmes pratiques de création des variétés polyploïdes.

I. — VALEUR ÉCONOMIQUE COMPARÉE DES BETTERAVES POLYPLOIDES

Peto et Boyes (1940) ont pour la première fois exprimé l'intérêt économique présenté par les Betteraves triploïdes relativement aux diploïdes. Ils ont montré, par l'étude des corrélations de la richesse en sucre et du poids des racines, que la supériorité des $3n$ résulterait d'une réduction moins importante du taux de sucre proportionnellement au poids de la racine. La corrélation négative entre le pourcentage de sucre et le poids des racines est ainsi plus faible au niveau $3n$ où elle prend la valeur de — 0,54 contre — 0,74 au niveau $2n$, et les coefficients angulaires des droites de régression correspondent à une réduction respective à ces mêmes niveaux de 0,17 p. 100 et de 0,34 p. 100 du taux de sucre pour un accroissement du poids de racine de 100 grammes. En fait, l'amélioration obtenue par la triploïdie correspond à une plus grande richesse en sucre des racines de poids supérieur à 900 g, cet enrichissement étant d'autant plus marqué que l'écart avec cette valeur est plus important.

Depuis cette publication et les premiers travaux des Suédois (Rasmusson, 1939) les recherches visant à améliorer le rendement de la Betterave à sucre par le moyen de la polyploïdie et à préciser la valeur économique relative des polyploïdes ont pris une extension considérable en Amérique du Nord, en Europe et au Japon. Actuellement on constate encore un accord unanime sur la supériorité des $3n$ par rapport

aux $2n$ et aux $4n$ correspondants en ce qui concerne la productivité. Par contre, en ce qui concerne la valeur saccharine relative des $2n$ et des $4n$ les observations faites ne sont pas concordantes. Si la résistance aux parasites des $3n$ et des $4n$ peut valablement être considérée comme supérieure à celle des $2n$ (Ernould, 1946 ; Matsumura et Mochizuki, 1953 ; Knapp, 1956), certains auteurs constatent des rendements en sucre plus faibles chez les $4n$ (Abegg, 1942 ; Knapp, 1956) alors que d'autres auteurs (Matsumura et Mochizuki, 1953 ; Margara et Touvin, 1958 ; Rasmusson, 1959) obtiennent de ceux-ci des rendements supérieurs aux $2n$. Ce désaccord est vraisemblablement lié, comme nous le verrons plus loin, à la qualité génétique du matériel dont disposent les expérimentateurs. Mais il convient de remarquer qu'outre les difficultés d'une expérimentation valable dans ce domaine, où effets de la polyploïdie et effets d'hétérosis-inbreeding se superposent étroitement en raison de la grande hétérogénéité génétique de cette espèce allogame, il semble que l'on se soit heurté jusqu'ici à un comportement remarquable des tétraploïdes artificiels tel qu'il ressort d'une publication de Rasmusson (1953). Étudiant treize familles de betteraves $4n$, cet auteur constate entre la C_3 (3e génération après le traitement polyploïdisant) et la C_6 une amélioration brusque de son matériel, amélioration portant sur le taux de sucre et le poids des racines et entraînant un relèvement considérable du rendement en sucre qui devient égal ou supérieur à celui des souches diploïdes originelles. Il convient de préciser que ce phénomène est absolument indépendant de toute sélection artificielle consciente, et si Rasmusson ne précise pas la possibilité d'échanges sexuels entre ses différentes souches, il suggère que cette amélioration pourrait résulter de l'édification d'un nouvel équilibre génétique. Ces résultats permettent de penser que l'on pourrait effectuer des recherches valables sur l'utilisation directe des tétraploïdes par la sélection de variétés $4n$ égales aux variétés triploïdes actuelles, tenant compte du fait que l'hétérosis y pourrait être incorporée de manière relativement stable grâce aux propriétés de la recombinaison génique des tétraploïdes. Ce processus aurait l'avantage de supprimer la nécessité des recroisements constants exigés par l'utilisation des $3n$, tout en additionnant les effets de la polyploïdie et d'un effet d'hétérosis susceptible de franchir plusieurs générations. Mais il convient de remarquer que toute variété $2n$ peut ne pas donner directement naissance à une variété $4n$ supérieure. Comme cela a déjà été constaté chez d'autres plantes cultivées (e. g. Wit et Speckmann, 1954 chez *Lolium perenne* et *L. multiflorum*) il semble qu'à égalité de valeur au niveau diploïde certains génotypes soient plus aptes que d'autres à répondre favorablement au doublement du stock chromosomique. De plus, les conditions de production des triploïdes entraînent normalement un effet d'hétérosis qui peut provoquer une surestimation de l'effet réel

de la triploïdie en soi (MARGARA et TOUVIN, 1958). Il en résulte que la comparaison des souches $2n$, $3n$ et $4n$ est extrêmement délicate et requiert des précautions d'obtention toutes particulières.

Quoi qu'il en soit, se basant sur une expérimentation très vaste qui confirme la supériorité des polyploïdes sur les diploïdes, RASMUSSON (1959) montre que cette supériorité est d'autant plus importante qu'entre la Suède et l'Italie on se déplace du Nord au Sud. Selon l'auteur, cette variation serait due aux besoins plus élevés en chaleur et en durée de végétation des polyploïdes. Le remplacement des Betteraves diploïdes par les polyploïdes serait donc, en France, particulièrement justifié.

II. — TECHNIQUES DE PRODUCTION DES BETTERAVES POLYPLOIDES

Le cycle de production comporte successivement, un traitement tétraploïdisant par un agent mitoclasique, habituellement la colchicine, l'élimination des plantes demeurées diploïdes et la multiplication de la souche $4n$, enfin la réalisation des croisements $4n \times 2n$ qui donneront naissance à la variété commerciale triploïde.

A chacune de ces étapes se posent des problèmes d'efficacité qui visent soit à réduire les manipulations au maximum, favorisant ainsi la production à l'échelle commerciale, soit à accroître au maximum la proportion des triploïdes récoltés en fin de cycle.

L'induction de la polyploïdie requiert des techniques particulières de traitement permettant le doublement chromosomique d'une proportion aussi élevée que possible des cellules du méristème apical de la plante, et doit donc tenir compte de l'activité caryocinétique du méristème, de la concentration en produit actif, de la température et de la durée des traitements, enfin de l'âge de la plante. Les méthodes préconisées sont très variables : ERNOULD (1946), BREMER et BREMER-REINDERS (1952), SAVITSKY (1952), RUSCONI-CAMERINI (1958) ont obtenu de bons résultats par immersion de graines germées ou de plantules de Betterave dans une solution de colchicine à 0,1 p. 100 pendant des durées allant de 3 à 24 heures et à des températures de 27-28° C. SCHWANITZ (1938) emploie des pulvérisations. Les badigeonnages de méristèmes divers à l'aide de pommades à 1 p. 100 de colchicine ont aussi été signalés (FRANDSEN, 1939 ; RASMUSSON, 1939) ainsi que des immersions de boutons floraux (ERNOULD, 1946 ; RASMUSSON, 1939) dans des solutions de colchicine à 0,4 ou 1 p. 100. VON ROSEN (1949) obtient aussi de bons résultats en arrosant dans certaines conditions, avec une solution de colchicine à 0,4 p. 100, des plantules cultivées en pots. Nous obtenons des résultats satisfaisants après instillations du méristème de plantules à cotylédons bien développés avec une solution de colchicine à 1 p. 100.

Les lots ainsi traités sont un mélange, en proportions variables, de plantes $2n$, $4n$ et de mixoploïdes (plantes constituées de secteurs $2n$ et $4n$ juxtaposés). Le but immédiat est encore à ce moment l'obtention de betteraves tétraploïdes : en effet, les triploïdes étant fortement déséquilibrés sexuellement (cf. Essad, 1957), il s'ensuit que le seul moyen de les produire industriellement est de conserver deux souches stables, $2n$ et $4n$ respectivement, en quantité suffisante pour permettre une hybridation extensive. Il conviendra donc d'éliminer dans la mesure du possible de la génération Co tous les secteurs $2n$ susceptibles d'intervenir au moment de la floraison en provoquant l'apparition dans la descendance d'une proportion de plantes $2n$ et $3n$ indésirables, d'autant plus nombreuses que le pollen haploïde est plus actif que le pollen diploïde. Toutes les techniques de discrimination étudiées plus loin permettent seulement d'affirmer que *le secteur* prélevé sur la plante Co aux fins d'analyse est $2n$ ou $4n$. Il s'ensuit que lorsqu'on élimine dans la génération Co toutes les plantes ayant révélé l'existence de cellules diploïdes, on élimine toutes les plantes diploïdes mais seulement une certaine proportion de mixoploïdes. Il sera donc possible, soit de se contenter d'un seul tri sur la génération traitée Co, accroissant ainsi considérablement le travail de sélection sur la génération suivante, soit d'effectuer un tri complémentaire tel que celui préconisé par Kloen et Speckmann (1953). Ce deuxième tri présente l'avantage de limiter au maximum le travail cytologique ultérieur compte-tenu de la sécurité obtenue vis-à-vis de la contamination par le pollen haploïde. Cette méthode, après un premier tri de dégrossissage effectué sur les jeunes plantules, consiste à dénombrer les chromosomes de trois folioles prélevées sur une très jeune hampe florale de chacune des plantes sélectionnées et à supprimer toutes les autres hampes lorsque les trois folioles prélevées sont $4n$. Si une ou plusieurs folioles se révèlent diploïdes la hampe florale étudiée est supprimée et le tri se répète sur une deuxième et ainsi de suite. Il est ainsi possible d'éliminer avec une très grande sécurité les secteurs diploïdes tout en conservant le maximum de variabilité génique eu égard au travail de dépistage cytologique fourni.

Ces plantes mères, placées en isolement, donnent naissance à la génération C_1 où se réalise le tri définitif, toute possibilité de mixoploïdie étant dès lors pratiquement écartée. Il ne reste plus qu'à multiplier la souche $4n$ obtenue, ce qui rentre dans le cadre des techniques habituelles de sélection.

La réalisation des croisements $2n \times 4n$ est favorisée par l'autoincompatibilité de la betterave et son mode de pollinisation anémophile. Cependant l'obtention de la variété triploïde idéale, à 100 p.100, suppose l'utilisation d'un géniteur androstérile qui sera la souche diploïde et une récolte portant exclusivement sur cette souche. Or actuellement, on ne

dispose généralement pas de telles souches androstériles et le taux de triploïdes obtenues se trouve notablement réduit par les pollinisations entre plantes *2n* et entre plantes *4n*. Par ailleurs les fréquences observées de tels croisements indésirables sont étroitement liées à la compétition entre pollens haploïdes et diploïdes dont l'existence a été indiquée plus haut. MATSUMURA et MOCHIZUKI (1953) ont établi qu'une plantation de porte-graines *2 n* et *4 n* en lignes alternées permettait de recueillir 30 p. 100 de triploïdes sur les plantes-mères *2n* et 90 p. 100 sur les *4n*, le complèment à 100 étant représenté par des diploïdes dans le premier cas, par des tétraploïdes dans le second. Ceci correspond donc à un pourcentage de l'ordre de 60 triploïdes sur la récolte globale. Tenant compte de la plus grande efficacité du pollen haploïde ces auteurs ont établi des essais pourtant sur des proportions *2n* : *4n* de 1 : 1, 1 : 8 et 1: 3 d'où il ressort que ce dernier rapport est le plus favorable à l'obtension de graines triploïdes dont la proportion globale est de 70 à 75 p. 100 dans les conditions d'une plantation régulièrement équilibrée alors que cette proportion tombe à 45 p. 100 dans le cas d'un semis en mélange des plantes-mères (MATSUMURA, MOCHIZUKI et SAKAMOTO, 1956). Il est intéressant de noter que dans ce dernier cas, lorsqu'on passe des proportions *2n* : *4n* 1 : 3 à 1 : 8, la proportion de graines *3n* récoltées varie de 45,6 p. 100 à 42,4 p. 100 alors que les *4n* passent de 4,0 p. 100 à 18,2 p. 100.

III. — TECHNIQUES RAPIDES DE DÉNOMBREMENT CHROMOSOMIQUE

Les techniques de dénombrement et d'observations chromosomiques par la méthode des écrasements sont depuis plusieurs années d'un emploi courant en raison de leur rapidité d'emploi par rapport aux méthodes d'inclusion dans la paraffine qui exigent de plus un matériel spécial et coûteux. En ce qui concerne le tri de betteraves di — et polyploïdes cette méthode est particulièrement utile étant donné le nombre important d'individus à contrôler, et même dans le cas où d'autres procédés de dépistage sont utilisables, celui-ci demeure le contrôle de référence, celui auquel on doit avoir recours dans la mesure du possible.

Nous donnerons ici deux techniques de coloration qui ont fait leurs preuves et qui ne nécessitent ni matériel coûteux ni installations spéciales. L'*orcéine* permet des colorations plus rapides sur matériel frais mais est peut-être moins bien adaptée au travail en grande série et les résultats qu'on peut en obtenir sont étroitement liés à la qualité de la fabrication commerciale du colorant. La coloration à la *nigrosine* ne nécessite aucun chauffage, opération toujours délicate, mais suppose davantage de manipulations puisque le ramollissement du matériel et la dissociation des

cellules se réalisent après une fixation que n'exige pas la coloration à l'orcéine et doit être nécessairement suivie d'un rinçage à l'eau distillée. Mais la nigrosine permet d'otenir plus régulièrement un meilleur contraste des chromosomes et du « fond » cellulaire ce qui se traduit finalement par un travail de dénombrement plus rapide.

Étant donné que la mitose est localisée dans les tissus en cours de croissance, les divisions étant d'autant plus abondantes que le tissu est en état de croissance plus active, il conviendra de ne prélever aux fins d'analyse que des tissus jeunes, sinon des méristèmes. En général on effectue les préparations chromosomiques sur des méristèmes radiculaires, alors que les modalités de sélection des polyploïdes chez la betterave conduisent à préférer la base du limbe de très jeunes feuilles en cours de croissance rapide.

A. — Coloration à l'orcéine acétique
(d'après Tjio et Levan, 1950)

1° Immédiatement après le prélèvement, immerger la base des jeunes feuilles pendant 3 heures dans une solution de *8-Hydroxyquinoléine Ortho* à 0,03 p. 100 dans l'eau distillée. Ce produit est long à dissoudre à la température ordinaire, aussi peut-on en hâter la dissolution en l'effectuant à une température de l'ordre de 50 à 60°C. La solution se conserve bien.

2° Égoutter le matériel et le plonger dans une capsule de porcelaine renfermant environ 1 ml de solution standard d'orcéine (1) additionnée de 1/10 d'acide chlorhydrique normal (2).

3° Chauffer 2 à 3 minutes à partir du dégagement des premières vapeurs, tout en agitant les capsules. Il est très important de ne pas atteindre l'ébullition. Laisser refroidir une demi-heure.

4° Mettre un fragment de tissu sur lame dans une goutte de solution standard fraîche. Dilacérer à l'aide de 2 aiguilles lancéolées.

5° Placer une lamelle qu'on maintient par un coin et tapoter légèrement la lamelle au niveau des fragments de matériel avec le manche d'une aiguille lancéolée de manière à étaler au maximum tout le tissu.

6° En plaçant la lame sur une surface rigoureusement plane et rigide, écraser *énergiquement* la lamelle sous un buvard à l'aide d'un vieux tampon de caoutchouc ou tout autre procédé permettant un écrasement vigoureux.

7° Luter immédiatement à la paraffine ou avec tout autre lut.

(1) Préparer une solution-mère d'orcéine acétique en dissolvant 1 ou 2 g (suivant la qualité) d'orcéine en poudre dans 45 ml d'acide acétique cristallisable à ébullition. Laisser bouillir 2 à 3 minutes.
La solution standard se prépare au moment de l'emploi en ajoutant 55 parties d'eau distillée à 45 parties de solution-mère. Filtrer.

(2) 82,5 p. 100 d'acide chlorydrique de densité d = 1,19.

Les préparations peuvent ainsi se conserver pendant une quinzaine de jours.

Nota. Si l'on veut stocker le matériel pendant quelque temps il est possible de le conserver dans l'alcool à 70° après fixation de 1 à 24 heures dans l'alcool acétique 3 : 1. La coloration s'opère ensuite normalement après rinçage à l'acide acétique à 45 p. 100.

B. — Coloration à la nigrosine acétique
(Von Rosen, 1949)

La technique suivante diffère essentiellement de la technique originale par l'absence de toute précaution vis-à-vis de la température des différents traitements.

1° Préfixation.

2° Fixation à l'alcool acétique 3 : 1

3° Macération de 5 minutes dans le mélange :

Alcool 95°	4 parties
Acide chlorhydrique	1 partie

4° Rinçage à l'eau distillée pendant 30 minutes.

5° Coloration et écrasement sur lame, dans une goutte du colorant, après séchage rapide du matériel à colorer. Luter.

Le colorant se prépare en faisant bouillir 4 g de nigrosine soluble à l'alcool dans 100 ml d'acide acétique à 50 p. 100 à ébullition, pendant quelques minutes et en agitant constamment. Filtrer après refroidissement. Conservre à l'obscurité pendant une dizaine de jours avant usage.

Tableau récapitulatif

	Orcéine	Nigrosine
Préfixation. Hydroxyquinoléine 0,03 p. 100	x	x
Fixation. Alcool-acétique	(x)	x
Stockage. Alcool 70°	(x)	(x)
Macération. Alcool 95 : HCL 4 : 1.....	—	x
Rinçage. Eau distillée	—	x
Eau acétique	(x)	—
Coloration à chaud + 1/10 N. HCL	x	—
Ecrasement dans le colorant ou eau acétique ...	x	x

IV. — PROCÉDÉS DE DÉPISTAGE PAR CORRÉLATIONS

Étant donné l'imperfection des traitements polyploïdisants, le goulot d'étranglement de la production de familles tétraploïdes est le dépistage des classes ploïdiques. La technique de référence est évidemment le dénombrement chromosomique mais cette technique est relativement longue et exige notamment la collaboration d'un personnel spécialement formé. De nombreux efforts ont donc porté sur les possibilités d'utilisation des caractères simples, corrélatifs du degré de ploïdie

des tissus analysés et susceptibles, dans certaines limites bien précisées, de remplacer les observations chromosomiques. Ces différents caractères sont quantitatifs, ce qui signifie que, pour permettre un tri valable des échantillons soumis à l'analyse, ils doivent présenter une fluctuation telle que les courbes de distribution obtenues pour chaque groupe de classement se chevauchent aussi peu que possible de manière à limiter au maximum les cas douteux et *a fortiori* les classifications erronées. Une revue générale des conséquences morphologiques et physiologiques du doublement chromosomique ayant été publiée par ailleurs (ESSAD 1957), nous nous attacherons exclusivement ici aux caractères susceptibles d'utilisation pratique chez la Betterave.

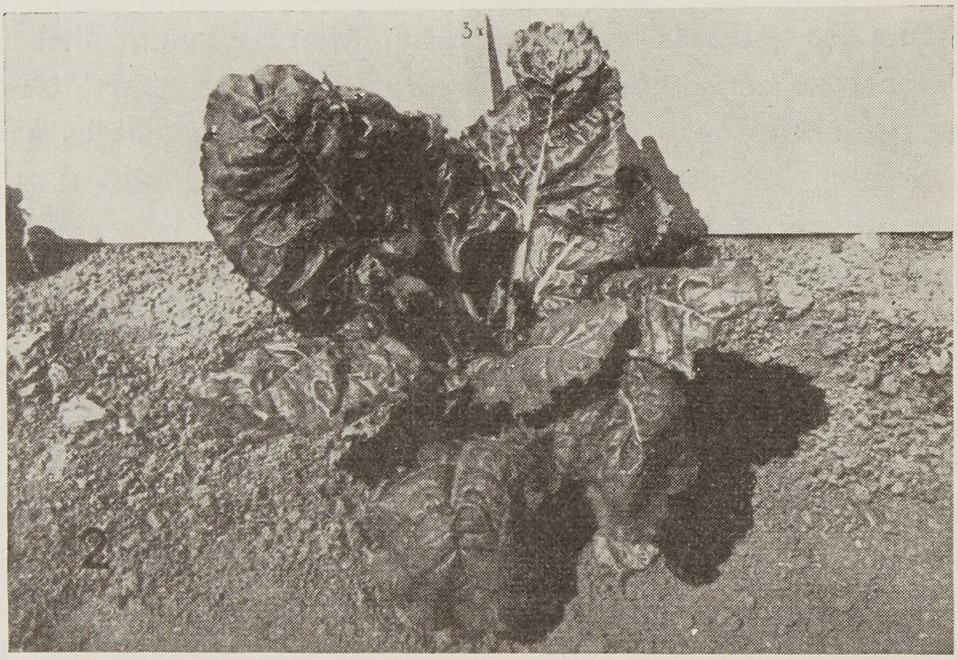
A. — Caractères macroscopiques divers

La **forme des feuilles** a été observée comparativement chez les diploïdes d'une part et l'ensemble des polyploïdes d'autre part, tri-et tétraploïdes ne présentant pas entre eux de différences sensibles à l'œil. Le caractère le plus net est la présence chez les polyploïdes d'un *mucron*, incurvation plus ou moins prononcée de l'extrémité de la nervure médiane déjà signalée dans la littérature ; mais ce caractère apparaît aussi parfois chez les diploïdes, affaiblissant ainsi sa valeur discriminatoire.

Par ailleurs nous avons été amenés à distinguer trois groupes de feuilles : jeunes, adultes et âgées, chacun de ces groupes présentant des possibilités de distinction entre di- et polyploïdes de par la *forme d'ensemble du limbe de la feuille*. C'est ainsi que les lobes de la base sont nettement plus marqués chez les jeunes feuilles des diploïdes que chez les polyploïdes alors que cette relation s'inverse pour les feuilles âgées où les lobes des diploïdes sont peu marqués alors qu'ils sont très accusés chez les polyploïdes. Chez les feuilles adultes où la distinction diploïdes-polyploïdes est la plus nette, les lobes basaux perdent leur caractère discriminatoire mais les contours deviennent tout à fait valables à cet égard : forme des feuilles à peu près triangulaire chez les diploïdes, nettement arrondie chez les polyploïdes. Le *rapport longueur sur largeur des limbes* traduit objectivement ce caractère : au stade cinq feuilles développées, chez une famille $2n$ et son homologue $4n$ respectivement nous avons relevé des valeurs du rapport L/l de 1,20 et 2,0 (MARGARA et TOUVIN, 1958). Chez la variété polyploïde *Maribo P*, ces valeurs étaient de :

plantes 2n	1,90 ± 0,12
plantes 3n	1,71 ± 0,11
plantes 4n	1,64 ± 0,07

La comparaison de ces résultats avec ceux d'ERNOULD (1946) fait ressortir un désaccord sensible correspondant à un allongement plus réduit des feuilles du matériel, peu abondant semble-t-il, étudié par cet auteur dont les chiffres correspondant aux $2n$, $3n$ et $4n$ sont res-



Figures 1-2-3 — Betteraves sucrières 2n, 3n et 4n.

pectivement de 1,50 ,et 1,15 et 1,0. Les écarts constatés entre les chiffres que nous avons obtenus et ceux d'ERNOULD peuvent résulter d'un décalage du stade où les mensurations ont été effectuées. Il en est de même pour les résultats publiés par PETO et BOYES (1940) où les valeurs de ce rapport relevées chez diploïdes et triploïdes sont de 1,60 et 1,58, valeurs non significativement différentes comme on peut aisément s'en rendre compte.

Il existe par ailleurs des différences sensibles du **nombre de feuilles** formées à un stade quelconque, entre les catégories ploïdiques de betteraves, ces différences pouvant être rapprochées de la lenteur relative de croissance des polyploïdes. MARGARA et TOUVIN ont à cet égard examiné une famille *2n* androstérile (55 BC *2n*), une famille *4n* (55 AG *4n*) et leurs hybrides *3n* (55 AG *3n*)àla date du 25 septembre 1956, c'est-à-dire à la fin de la période de végétation et les chiffres suivants ont été relevés :

Familles	Nombre total de feuilles	Nombre total de feuilles vivantes
55 BC 2n	57,4	40,7
55 AG 3n	47,8	33,2
55 AG 4n	41,5	27,8

B. — Caractères microscopiques divers

La constance relative du rapport nucléoplasmique a incité très tôt les auteurs qui ont abordé le problème de la discrimination des polyploïdes à étudier dans ce contexte les variations dimensionnelles de certaines cellules caractéristiques : les stomates et les grains de pollen.

La **longueur des stomates** des betteraves diploïdes et polyploïdes a été signalée par divers auteurs dont nous rassemblons les chiffres dans le tableau ci-dessous :

Auteur	*Longueur des stomates (en μ)*		
	2n	3n	4n
PETO et BOYES, 1940	27,30	34,02	—
ERNOULD, 1946	28 à 29,2	38,7	43
MARGARA et TOUVIN, 1958	22,7	—	34,8

Bien qu'incomplètes, ces données confirment l'influence majeure du degré de ploïdie sur les dimensions cellulaires. Cependant une étude de SCHWANITZ (1952) a défini, sur d'autres espèces que *Beta vulgaris* il est vrai, un autre facteur non négligeable de variation de la taille des stomates : le niveau du prélèvement sur la plante dont l'influence se su-

perpose à la très grande variabilité des longueurs individuelles. Nous avons par ailleurs, sur une même variété commerciale polyploïde, étudié l'influence de la ploïdie et de l'âge des plantes en même temps que la variabilité globale des mesures. Le tableau suivant montre les résultats de l'analyse des mensurations effectuées :

Longueur des stomates

Degré de ploïdie	Plantes de 90 jours		Plantes de 120 jours	
	N	Longueur en microns	N	Longueur en microns
2n.....	15	26,05 ± 2,42	17	31,20 ± 3,91
3n.....	37	31,90 ± 3,55	27	35,75 ± 6,87
4n.....	16	33,90 ± 4,11	23	43,35 ± 6,63

Outre un effet marqué de l'âge des plantes, l'imprécision des mesures en ce qui concerne la classification des plantes dans leur catégorie ploïdique rend ce caractère inutilisable pratiquement.

Les courbes de fréquences obtenues à partir du **diamètre des grains de pollen** présentent un chevauchement pratiquement nul entre populations *2n* et *4n* :

Auteurs	Diamètre du pollen en microns		
	2n	4n	
ABEGG, 1942.....	19,5 à 28,2	25,2 à 29,1	
SAVITSKY 1952.....	18,7 à 21,8	28,0 à 31,2	
KUZDOWICZ, 1956	17,9 à 24,3	24,7 à 28,4	
FELTZ, 1953.....	21,87 ± 2,06	26,05 ± 2,20	
Familles 2n			Familles 4n correspondantes
58 AM 1320.....	19,07 ± 2,05	21,55 ± 2,74	57 AS 3051
58 D 2256	22,00 ± 1,71	28,47 ± 1,12	57 AN 2707
57 I 1452.....	18,28 ± 1,27	25,94 ± 1,73	57 AR 2973

Il convient de noter que la fertilité pollinique réduite des triploïdes peut se retrouver chez certaines plantes *2n* ou *4n* dont le diamètre pollinique moyen se trouve diminué, ce qui est le cas ici de la famille *4n* 57 AS 3 051. Dans la publication signalée plus haut, SCHWANITZ a aussi montré que, pour une même plante le diamètre du pollen diminue considérablement au cours de la floraison, cette réduction pouvant atteindre plus de 50 p. 100 chez *Malva silvestris*. A ces remarques on peut ajouter simplement que la taille des grains de pollen est une indication beaucoup trop tardive du degré de ploïdie pour être d'une aide valable pour le sélectionneur. C'est pourquoi nous ne citerons que pour mémoire la possibilité

supplémentaire d'identification des di-ou polyploïdes basée sur le **nombre de pores germinatifs** visibles sur la moitié supérieure des grains de pollen après coloration de ceux-ci (KUZDOWICZ, 1956). Le nombre des pores germinatifs ainsi repérés passe successivement de 7,2 (6,4 à 8,2) chez les diploïdes, à 12,5 (7,6 à 18,8) chez les triploïdes et à 16,4 (13,8 à 19,5) chez les tétraploïdes.

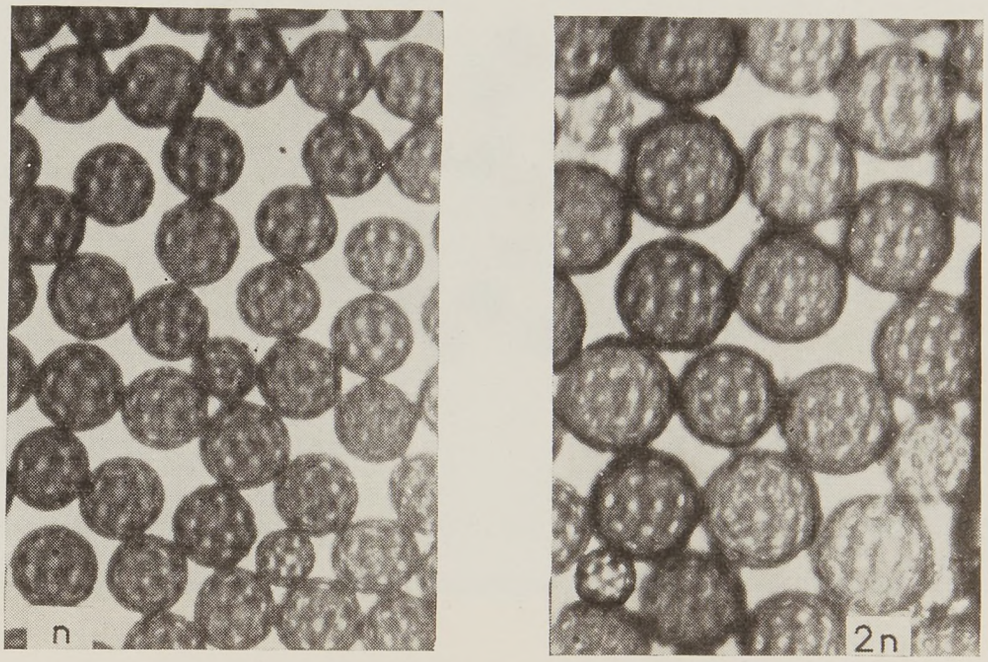
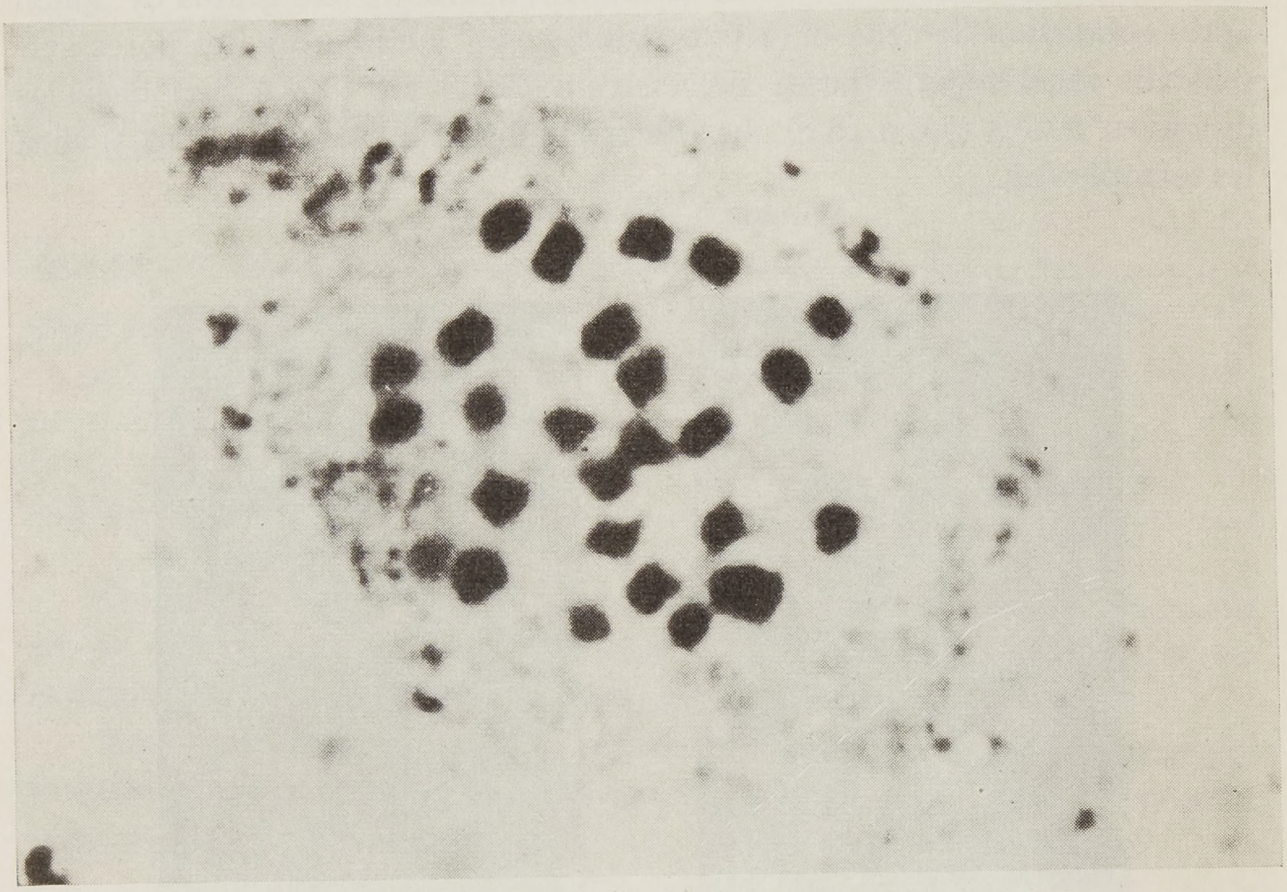


Figure 4 — Grains de pollen haploïdes (n) et diploïdes (2n) de Betterave sucrière. Le diamètre du pollen et le nombre des pores germinatifs ont été proposés pour reconnaître le degré de ploïdie des plantes-mères (x 445).

C. — L'examen des chromocentres nucléolaires

Dans une étude publiée en 1956 REITBERGER a montré que les chromocentres correspondant à la région de l'organisateur nucléolaire sont identifiables par leur taille et leur localisation sur le nucléole. Il serait ainsi possible d'identifier les betteraves $2n$, $3n$ et $4n$ d'après le nombre maximum de chromocentres qu'il est possible de repérer dans la zone médiane du noyau, les autres chromocentres, dits primaires, se disposant à la périphérie. Selon les données de cet auteur il convient de fixer à l'alcool-acétique 3 : 1 des lambeaux d'épiderme de feuille ou d'organe quelconque adulte pendant quelques minutes à quelques mois, de les colorer sur lame la face externe en-dessus dans un excès de carmin acétique (à 1 p. 100 dans l'acide acétique à 45 p. 100 préparé par une ébullition de quelques minutes) qu'on évapore partiellement en chauffant la lame sans faire bouillir et en prenant soin de maintenir le lambeau d'épiderme constamment immergé. Rincer à l'acide acétique à 45 p. 100. Remettre une goutte de carmin, couvrir d'une lamelle et luter. Nous avons légèrement modifié cette méthode en ajoutant au fixateur un peu d'une solu-



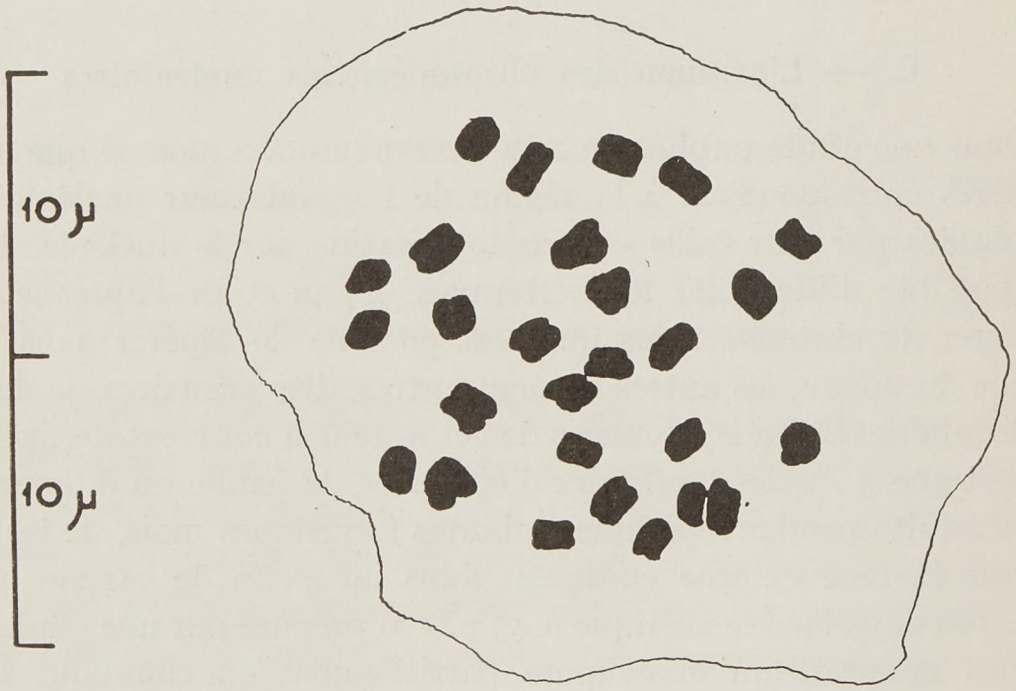


Figure 5 — Métaphase de mitose obtenue sur Betterave 3n (n = 9) suivant la méthode de coloration à la nigrosine (x 2.700).

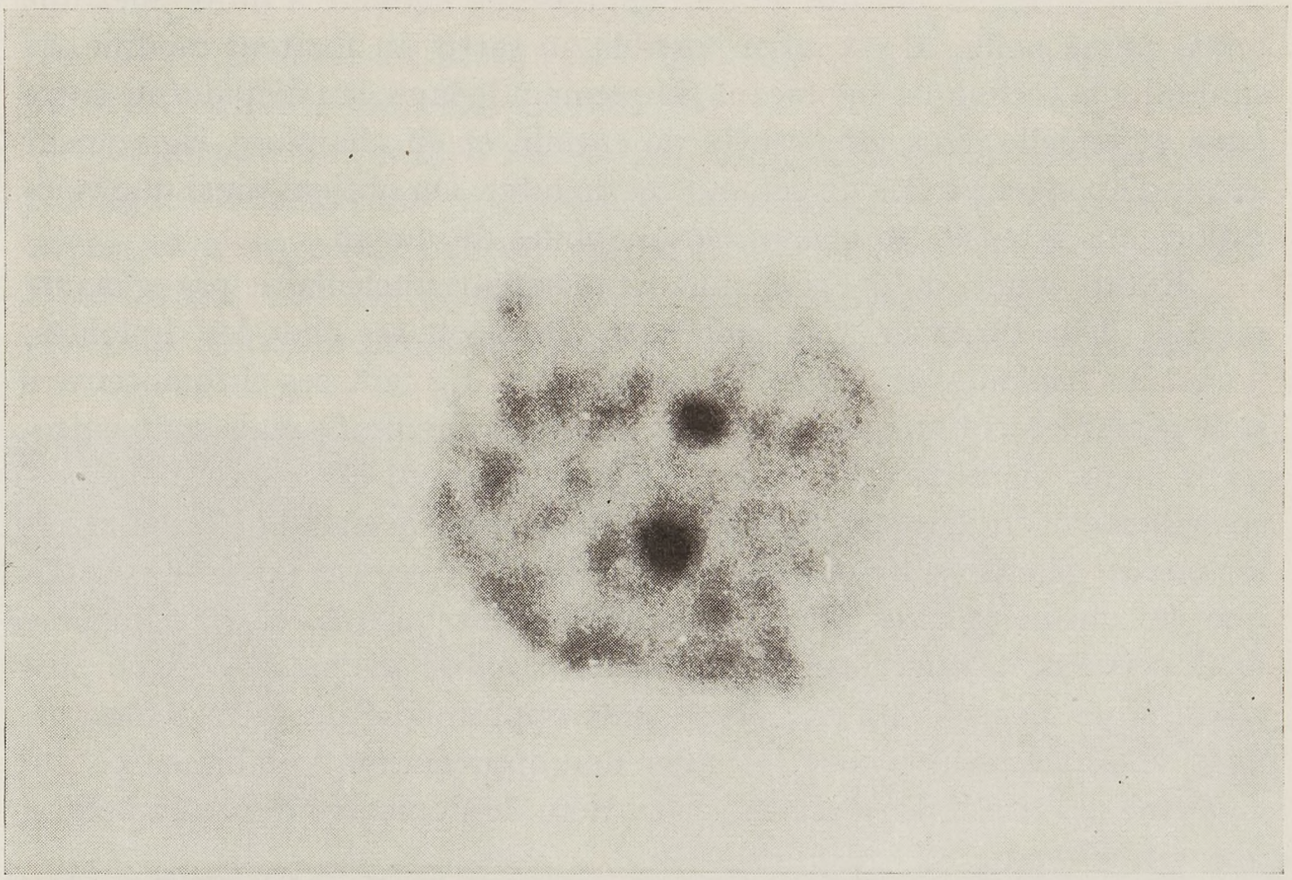


Figure 6 — Noyau interphasique et chromocentres nucléolaires de Betterave 2n (x 5.350).

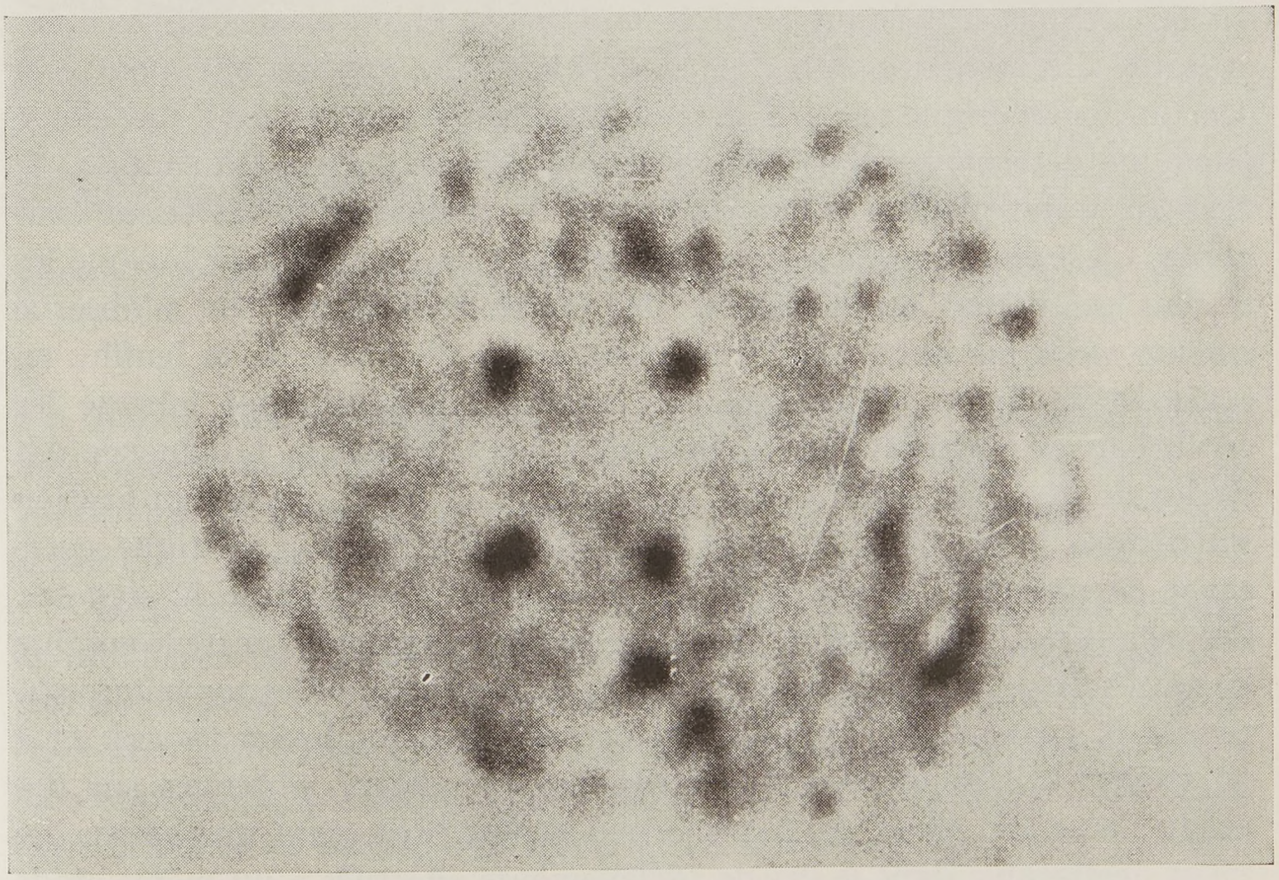


Figure 7 — Noyau interphasique et chromocentres nucléolaires de Betterave 4n (x 5.350). On notera la présence de chromocentres supplémentaires dans la zone périnucléolaire.

tion saturée de perchlorure de fer cristallisé de manière à lui donner une teinte jaune paille. Il est aussi possible au sortir du fixateur modifié, de simplifier la technique en plaçant simplement le lambeau d'épiderme entre lame et lamelle dans une goutte de carmin et en chauffant légèrement avant d'éponger l'excès de colorant et de luter. On obtient ainsi une coloration plus intense des masses chromophiles du noyau.

Étant donné qu'il existe un organisateur nucléolaire par génome on doit donc observer 2 chromocentres nucléolaires chez les diploïdes, 3 chez les triploïdes et 4 chez les tétraploïdes. En fait, ces chromocentres sont généralement très nets chez les diploïdes (figure 6) mais sont nettement moins distincts chez les polyploïdes (figure 7) que nous avons personnellement étudiés et ceci, notamment, comme le signale REITBERGER, lorsque les plantes sont atteintes de jaunisse. Il convient aussi de signaler que ces chromocentres nucléolaires fusionnent parfois, ce qui entraîne dans certains noyaux une réduction du nombre visible de ces corpuscules. Nous pensons qu'une étude plus approfondie de cette technique nous serait nécessaire pour formuler une appréciation valable en ce qui concerne ses possibilités réelles en matière de dépistage des polyploïdes.

D. — La méthode des chloroplastes

On peut appeler méthode des chloroplastes le procédé de dépistage présenté pour la première fois par MOCHIZUKI et SUEOKA (1955) et basé sur la corrélation existant entre le nombre de chloroplastes des cellules de garde des stomates et le degré de ploïdie. Ces auteurs ont montré la constance numérique relative de ces chloroplastes à l'intérieur d'une classe ploïdique déterminée lorsqu'on modifie différents facteurs du milieu de végétation des plantes ou les conditions de prélèvement des tissus examinés. C'est ainsi que, le nombre caractéristique étant atteint lorsque les feuilles présentent une longueur de quatre centimètres, on n'observe aucune variation entre les différentes parties du limbe de la feuille : on constate de légères différences pratiquement insignifiantes lorsque les conditions de nutrition des plantes sont *très* différentes. L'influence des stades de développement serait par contre à la limite de la signification statistique, et si, dans la majorité des cas d'utilisation pratique cette cause de variation n'intervient pas il convient toutefois de la signaler. Ces mêmes auteurs ont aussi déterminé la relation existant entre le nombre de paires de cellules de garde examinées et la précision des moyennes obtenues et concluent à l'intérêt d'effectuer les dénombrements sur 25 à 30 stomates. Les courbes de distribution présentées, obtenues sur des échantillons $2n$, $3n$ et $4n$ d'une même variété présentent un chevauchement négligeable dans le cas de prélèvements effectués à un même stade de développement ; si l'on considère la variation globale maximum des

échantillons $2n$ ($\bar{x} = 14{,}55 \pm 0{,}87$), $3n$ ($\bar{x} = 20{,}14 \pm 0{,}31$) et $4n$ ($\bar{x} = 24{,}85 \pm 0{,}26$) les chevauchements s'observent entre 17 et 17,5 ($2n$ — $3n$) et entre 22 et 24 ($3n$ — $4n$) mais ne concernent qu'une proportion très faible des individus étudiés.

Reprenant la question des limites de sécurité entre les trois classes ploïdiques BUTTERFASS (1958) étudie 8 populations de betteraves sucrières et montre que, d'après des dénombrements effectués sur 10 stomates, 10 p. 100 des plantes sont classées dans les zones douteuses : après un nouveau dénombrement de ces plantes on obtient finalement

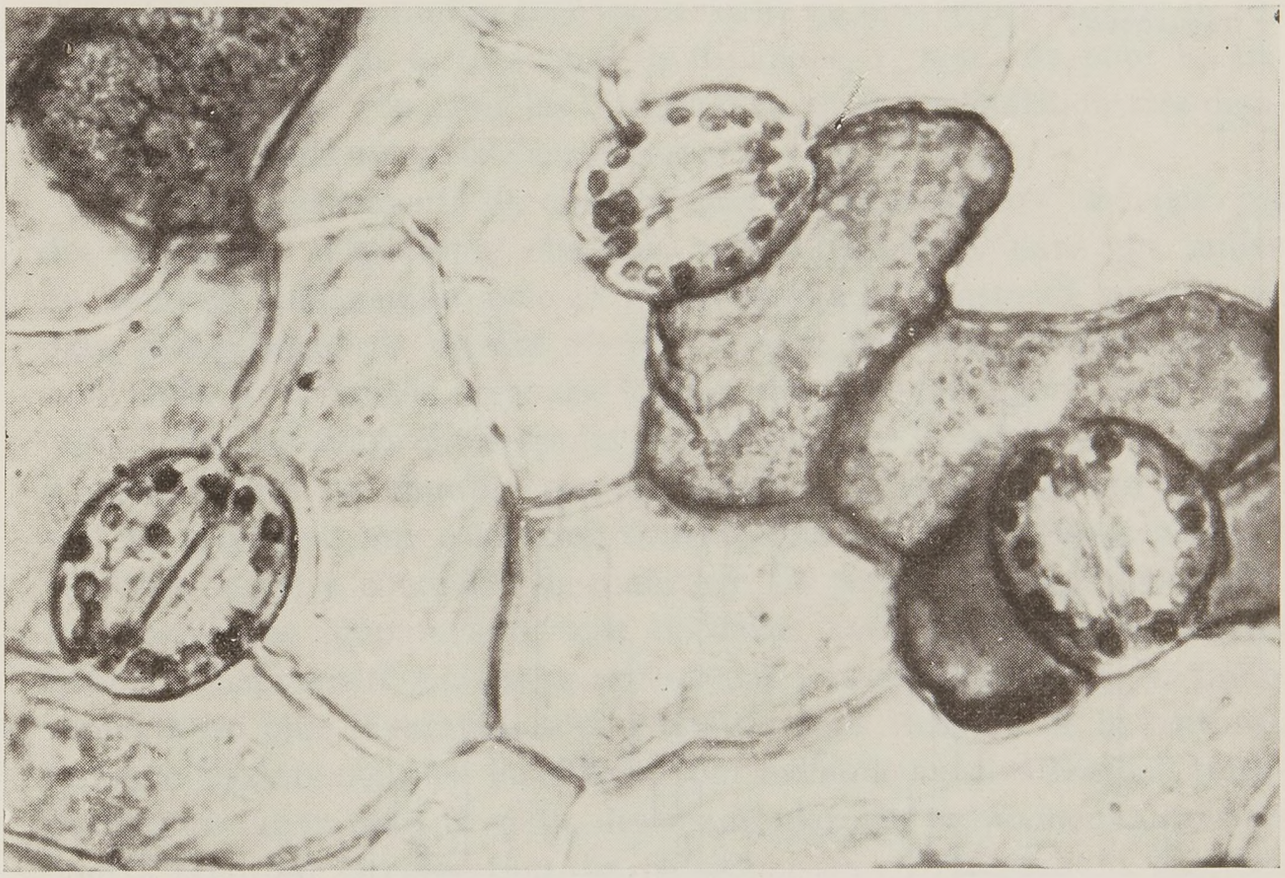


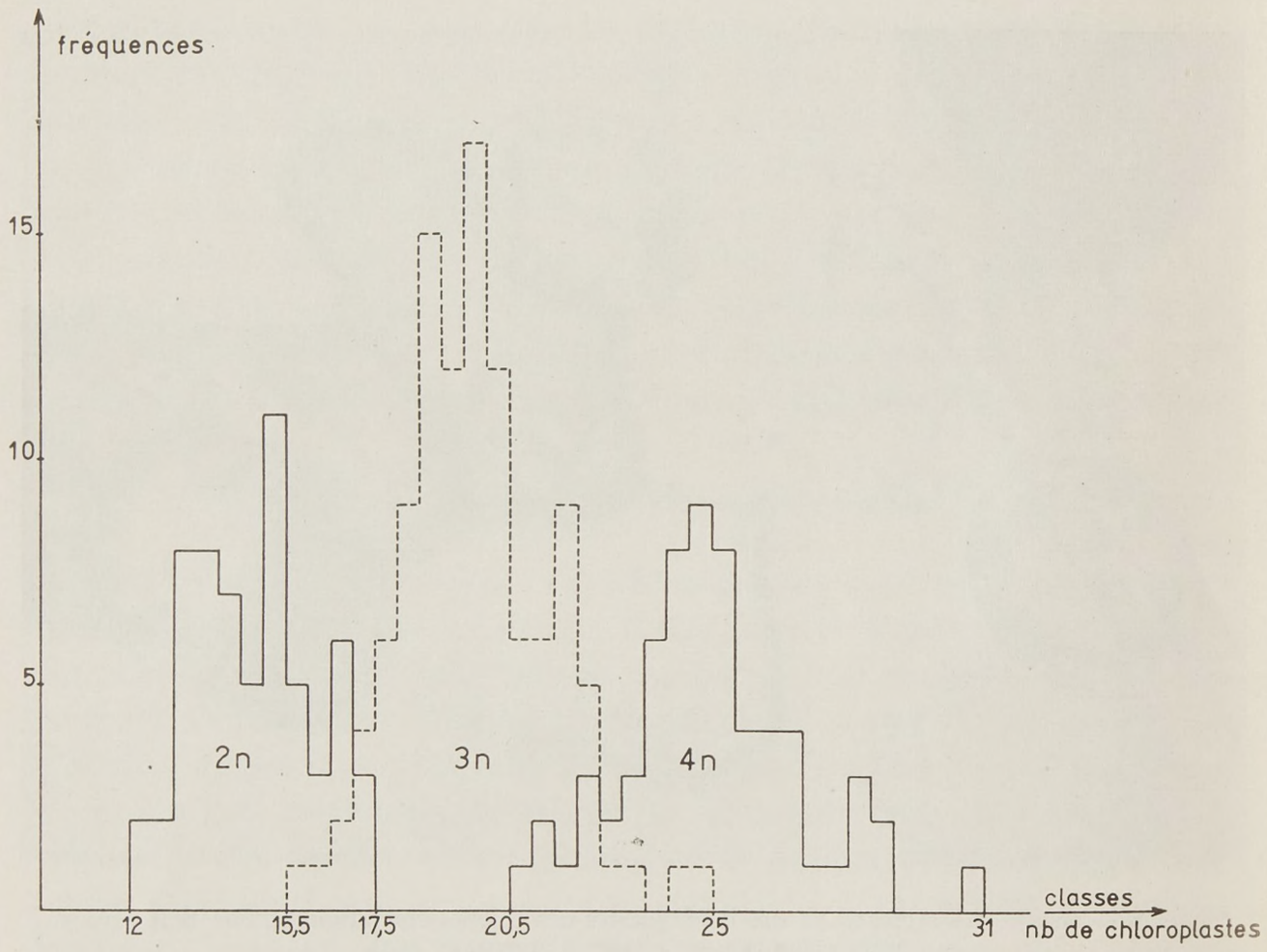
Figure 8 — Aspect des stomates et des chloroplastes des cellules stomatiques d'une Betterave 3n après coloration au nitrate d'argent. (x 990).

2 p. 100 de plantes douteuses et 1 à 2 p. 100 de plantes mal classées. Pour des valeurs moyennes pratiquement identiques à celles données par MOCHIZUKI et SUEOKA, BUTTERFASS admet des limites de sécurité comprises entre 16 et 17 pour $2n$-$3n$ et entre 22-23 pour $3n$-$4n$.

Cette méthode a été reprise par nous-mêmes sur un certain nombre de familles et de populations et les résultats que nous avons obtenus sont très homogènes et parfaitement en accord avec les données des auteurs cités plus haut si ce n'est que nous avons observé des chevauchements plus importants que ceux signalés par MOCHIZUKI et SUEOKA. A cet égard nous citerons en exemple la distribution des plantes $2n$, $3n$ et $4n$ d'une variété commerciale que nous avons analysée. Sur un ensemble de 232

plantes correspondant à un échantillonnage pris au hasard nous avons isolé après dénombrement chromosomique 60 plantes diploïdes (26 p. 100), 109 plantes triploïdes (47 p. 100) et 63 plantes tétraploïdes (27 p. 100). Le dénombrement des chloroplastes des cellulles stomatiques nous a donné les résultats représentés par le graphique suivant.

En vue d'une utilisation pratique de cette technique, comme d'ailleurs de toutes celles qui présentent un certain chevauchement des trois classes deux à deux, deux cas sont à envisager. Tout d'abord celui où la méthode employée vise à déterminer avec certitude le degré de ploïdie



de chaque plante d'un échantillon (à la génération C_1 par exemple) où l'on peut trouver un mélange d'individus *2n*, *3n* et *4n*. Il convient alors de fixer les limites totales de chevauchement des courbes, limites à l'intérieur desquelles les plantes seront réputées douteuses et soumises à un deuxième contrôle soit directement chromosomique, soit d'abord par une répétition de la méthode employée au départ et éventuellement, en dernier recours, par la méthode chromosomique. Dans ce cas le graphique *supra* nous donne des limites de 15,5 et 17,5 entre *2n* et *3n* et de 20,5 et 25 entre *3n* et *4n*. Dans le cas de cette variété ces limites, englobant celles qu'avancent les auteurs des deux publications signalées dans ce domaine, entraînent la mise en doute de 38 p. 100 des plantes analysées

et seulement de 27,5 p. 100 si l'on confond di-et triploïdes en vue de leur élimination.

Par contre, dans le cas d'un simple contrôle des fréquences d'individus appartenant aux trois classes considérées, il est possible d'adopter une seule limite entre deux courbes. Pertes et gains se trouvant au moins partiellement compensés pour chaque classe, on élimine la catégorie des plantes douteuses en faisant intervenir un léger coefficient d'erreur dont on pourra tenir compte mais qui semble négligeable comparé aux erreurs inhérentes au prélèvement même de l'échantillon de glomérules. On pourrait ainsi adopter des limites de 17 et de 22,5 entre $2n$-$3n$ et $3n$-$4n$ respectivement. Ces limites n'entraîneraient qu'une erreur de 1,67 p. 100 dans l'estimation de la fréquence de diploïdes, 1,75 p. 100 pour les triploïdes et 4,75 p. 100 pour les tétraploïdes, dans l'échantillon très défavorable que nous avons cité en exemple.

Les dénombrements de chloroplastes s'exécutent très aisément sur des lambeaux d'épiderme observés soit directement dans un milieu de montage quelconque avec le microscope à contraste de phase, soit dans une solution de nitrate d'argent à 1 p. 100 avec le microscope à fond clair. Butterfass préconise l'adjonction d'un mouillant. Nous avons obtenu des résultats intéressants en remplaçant la solution de nitrate d'argent, après 3-4 minutes, par une goutte d'huile de paraffine qui permet de maintenir une coloration satisfaisante des chloroplastes pendant quelques jours, à condition de maintenir les préparations à l'obscurité. Les meilleures préparations sont obtenues avec du matériel végétal éclairé suffisamment mais sans excès : par journée ensoleillée, les prélèvements les plus favorables sont effectués dans le cours de la matinée. Lorsque l'éclairement est insuffisant (par exemple sur des feuilles transportées au laboratoire la veille des manipulations proprement dites) on pourra favoriser la coloration des chloroplastes en réduisant la réaction de Molisch à 30 secondes et en montant dans un révélateur « dur », du type Kodak D-11, après avoir épongé la solution de nitrate d'argent.

V. — RÉSUMÉ ET CONCLUSION

La production des betteraves polyploïdes pose des problèmes particuliers qui ont été rapidement abordés dans cet article et qui concernent essentiellement la détermination du degré de ploïdie du matériel étudié soit au stade de la production des souches tétraploïdes, soit au stade de la production des semences triploïdes, soit au stade de la commercialisation. Diverses méthodes dites méthodes par corrélation pourraient permettre de remplacer au moins partiellement, grâce à leur rapidité et leur simplicité, la méthode des dénombrements chromosomiques qui

demeure actuellement la plus valable. Etant donnés les impératifs biologiques du cycle de production, les seuls procédés de remplacement utilisables concernent des caractéristiques foliaires parmi lesquelles on peut citer deux techniques susceptibles de se contrôler mutuellement de façon commode : la méthode des chloroplastes et, beaucoup plus délicate, celle des chromocentres nucléolaires.

La mise en œuvre de ces techniques laborieuses et délicates, qui se superposent aux méthodes habituelles de sélection, est amplement justifiée dès à présent par les résultats économiques qui en découlent. Cependant il convient de ne pas oublier que la polyploïdie ne peut remplacer une sélection bien conduite et que les résultats finalement obtenus demeurent toujours fonction de la qualité génétique initiale du matériel végétal employé.

RÉSUMÉ

En matière de production et de contrôle des betteraves polyploïdes, le problème majeur est la connaissance d'une méthode simple et rapide qui permette de déterminer aisément et à tout moment de la vie de la plante le degré de ploïdie du matériel végétal étudié. Il semble bien qu'actuellement la méthode des chloroplastes remplisse au mieux les exigences requises à cet égard sans qu'il soit toutefois possible de la substituer entièrement à la détermination directe du nombre de chromosomes.

SUMMARY

Techniques for the production and control of polyploid sugar beets.

As regards the production and control of polyploid sugar beets, the main problem is to find out a simple and quick method allowing to determine the degree of ploidy of the studied plant material with ease and at any moment of the plant-life. It really seems that the method of chloroplasts presently gives the best answer to the required conditions. It is however not possible to substitute it completely for a direct determination of the chromosome-number.

ZUSAMMENFASSUNG

Produktions = und Kontrolltechnik der polyploiden Rüben

Die Kenntnis einer einfachen und schnellen Methode die in jedem Augenblick des Lebens einer Pflanze die Bestimmung des Ploidiegrades des studierten Pflanzenmaterials erlaubt, ist die wichtigste Aufgabe der Produktions-und Kontrolltechnik der polyploiden Rüben. Zurzeit scheint die Methode der Chloroplasten, ohne in der Lage zu sein die direkte Feststellung der Chromosomenzahl ganz zu ersetzen, den gestellten Anforderungen gewachsen.

Техника продукции и контроля полиплоидных бураков.

С. ЭССАД и Г. ТУВЭН.

РЕЗЮМЕ

В вопросе продукции и контроля полиплоидных бураков, главной задачей является знание простого и быстраго метода, позволяющаго незатруднительно определить, в любой момент жизни растения, степень «плоидности» изучаемаго растительнаго материала.

Повидимому, в настоящсе время, метод хлоропластов наилучше отвечает необходимым требованиям; однако, нельзя этим методом вполне заместить прямое определение хромосомнаго числа.

Опыт ботанической классификации культурных ячменей.

Ж. ГРИЙО.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

Abegg (F. A.). — Evaluation of polyploid strains derived from curly-top resistant and leaf spot resistant sugar beet varieties. *Proc. Amer. Soc. Sugar Beet Techn.*, pp. 309-320, 1942.

Bremer-Reinders (D. E.), et Bremer (G.). — Methods used for producing polyploid agricultural plants. *Euphytica*, **1**, 87-94, 1952.

Butterfass (Th.). — Die praktische Ermittlung des Ploidiegrads von Zuckerrüben durch Zählen der Schliesszellen-Chloroplasten. *Züchter*, **28**, 309-313, 1958.

Ernould (L.). — L'autopolyploïdie expérimentale chez la Betterave. *Pub. Inst. Belge Amél. Bett.*, **14**, 205-269, 1946.

Essad (S.). — La polyploïdie et ses aspects évolutifs en relation avec l'amélioration des plantes. *Ann. Amél. Plantes*, **7**, 199-226, 1957.

Feltz (H. Von). — Untersuchungen am diploiden und polyploiden Zuckerrüben. *Z. Pflanzenz.*, **32**, 275-300, 1953.

Frandsen (K. J.). — Colchicininduzierte Polyploidie bei *Beta vulgaris*. *Züchter*, **11**, 17-19, 1939.

Funke (C.). —. Vergleichende morphologische und physiologische Untersuchungen am Pollen diploider und autotetraploider Kulturpflanzen. *Z. Pflanzenz.*, **36**, 165-196, 1956.

Kloen (D.) et Speckmann (G. J.). — The creation of 4n beets. II. Selection in the first generation (C_1) from the material. *Euphytica*, **3**, 35-42, 1954.

Kloen (D.). — La création de betteraves polyploïdes. *Neth. J. Agric. Sci.*, **5**, 86-103, 1957.

Knapp (E.). — The significance of polyploidy in sugar beet breed. in g*Proc. Internat. Genet. Symp.*, Tokyo, 300-304, 1956.

Kuzdowicz (A.). — Définition du degré de polyploïdie d'après le nombre de pores du pollen de betteraves. *Inst. Int. Rech. Betteravières, XXI*e *Congrès d'hiver.*

Margara (J.). — Problèmes que pose l'amélioration de la betterave sucrière en France. *Ann. Amél. Plantes*, 147-195, 1954.

Margara (J.) et Touvin (H.). — La polyploïdie chez la betterave sucrière. *C. R. Acad. Agric.*, **44**, 172-176, 1958.

Matsumura (S.) et Mochizuki (A.). — Improvement of sugar beet by means of induced triploidy. *Jap. J. Genet.*, **28**, 47-56, 1953.

MATSUMURA (S.), MOCHIZUKI (A.) et SAKAMOTO (S.). — Triploid sugar beets and their seed production. *Proc. Internat. Genet. Symp.*, Tokyo, 314-317, 1956.

MOCHIZUKI (A.) et SUEOKA (N.). — Genetic studies on the number of plastids in stomata. I. Effects of autopolyploidy in sugar beets. *Cytologia*, **20**, 358-366, 1955.

PETO (F. H.) et BOYES (J. W.). — Comparison of diploid and triploid sugar beets. *Canad. J. Res.*, **18**, 273-282, 1940.

RASMUSSON (J.) et LEVAN (A.). — Tetraploid sugar beets from colchicine treatment. *Hereditas*, **25**, 97-102, 1939.

RASMUSSON (J.). — Autotetraploid sugar beets. Vitality changes in subsequent generations. *Hereditas*, **39**, 257-269, 1953.

RASMUSSON (J.). — Polyploids of sugar beets : use in the culture and the seed production *Genet. Agraria*, **11**, 46-64, 1959.

REITBERGER (A.). — Ruhekernuntersuchungen bei gesunden und viruskranken Diploiden und Polyploiden von *Beta vulgaris*. *Züchter*, **26**, 106-117, 1956.

ROSEN (G. von). — Problems and methods in the production of tetraploids within the genus *Beta*. *Socker Handlingar*, **5**, 197-217, 1949.

RUSCONI-CAMERINI (G.). — Aspetti citologici e genetici relativi alla costituzione di barbatietole poliploidi. *Ann. Sper. Agrar.*, **12**, 1249-1264, 1958.

SAVITSKY (H.). — Polyploid sugar beets. Cytological study and methods of production. *Proc. Amer. Sugar Beet Techn.*, 470-476, 1952.

SCHWANITZ (F.). — Die Herstellung polyploider Rassen bei Beta-Rüben und Gemüsearten durch Behandlung mit Colchicin. *Züchter*, **10**, 278-279, 1938.

SCHWANITZ (F.). — Einige kritische Bemerkungen zur Methode der Bestimmung der Polyploidie durch Messung der Pollen und Spaltöffnungsgrösse. *Züchter*, **22**, 273-275, 1952.

Reçu pour publication : juillet 1959.

CHRONIQUE DES LIVRES

POEHLMAN (J. M.). Breeding field crops (L'amélioration des plantes de grande culture). H. Holt, New York, 1959. 1 vol., 427 p., 8,50.

Pour le spécialiste de l'amélioration des plantes français, la question qui se pose à propos de cet ouvrage est : qu'apporte-t-il de nouveau par rapport au traité de Hayes et Immer ? C'est donc par rapport à ce terme de comparaison que l'on peut essayer d'établir un bilan.

A l'« actif », portons d'abord tout ce qui concerne la présentation. Papier, reliure et impression ne laissent rien à désirer et il y a peu de fautes d'impression, s'il y en a. La présentation générale, avec un format (25 × 20) un peu grand au goût de certains, est très agréable. Les nombreuses figures, photos et dessins au trait sont toujours bonnes, parfois de tout premier plan, d'une valeur de démonstration souvent remarquable. Le texte, qui veut se dégager de l'irritante formule de la « revue de travaux », est toujours présenté avec le souci de se mettre à la portée du lecteur : le livre est conçu par un professeur qui écrit pour des étudiants. Pour le lecteur étranger, c'est là, le plus souvent, un immense avantage. Quelques passages sont vraiment « stimulants », pour franciser dans le sens anglo-saxon un adjectif qui nous manque.

Le « passif » demande un traitement plus détaillé. La partie générale comprend un chapitre historique, qui est excellent, et deux chapitres concernant les bases de la botanique appliquée, qui le sont moins. L'un d'eux a trait à des éléments de génétique et comporte des inexactitudes et des imprécisions ; il y est dit par exemple (p. 29) que le crossing over correspond à des échanges entre chromosomes homologues (le glossaire donne une définition plus correcte) et que « l'effet cumulatif des petites variations a fait de la mutation un facteur important de l'évolution des plantes » (p. 36). Les deux chapitres suivants, concernant les « méthodes » et les « techniques » n'apportent rien qui n'aurait pu trouver sa place dans les chapitres spécialisés.

Le parti est pris de ne pas aborder le calcul statistique, en renvoyant le lecteur aux « standard statistics textbooks » (p. 85) pour lesquels on ne lui indique d'ailleurs aucune référence.

La reproduction asexuée est traitée en quelques lignes (p. 68, 362 et 402) ce qui est peu, même en considérant qu'il ne s'agit ici que de « Field Crops ».

Celles-ci font l'objet des douze chapitres suivants, respectivement consacrés aux plantes de grande culture importantes aux U. S. A. : blé, avoine, orge, riz, lin, tabac, soja, maïs, sorgho, coton, betterave à sucre et plantes fourragères diverses. Malgré une présentation qui vise à l'homogénéité (botanique, génétique, méthodes, objectifs) certains d'entre eux (sorgho) sont remarquables, d'autres (maïs) décevants. Ce sont ces derniers qui donnent à l'ensemble un caractère élémentaire qu'il n'a pas en réalité.

En résumé, ces 427 pages sur deux colonnes, dont plus de la moitié, malgré tout, est consacrée au texte, auraient pu, nous semble-t-il, être aménagées de façon à être plus immédiatement utilisables. Naturellement, il faut rappeler que l'auteur écrit pour l'étudiant : dans chaque cas, le lecteur qui veut aller plus loin que l'examen de fin d'études est renvoyé à une abondante bibliographie. Que celle-ci soit à peu près exclusivement d'origine U. S.-Canada n'enlève rien à ses mérites : l'Amérique de langue anglaise dispose d'excellentes revues et de travaux analytiques très complets, que la plupart des bibliothèques spécialisées du monde entier possèdent. Mais ceci nous ramène à la formule de l'analyse méthodique, que nous aurions préféré voir s'effacer pour laisser davantage de place à la personnalité de l'auteur : le peu que celui-ci nous en laisse voir est de nature à augmenter nos regrets.

Peut-être ces regrets sont-ils à l'origine de la plupart des critiques, finalement mineures, de ce compte rendu. C'est parce que ce livre est, somme toute, excellent, que nous l'aurions voulu parfait. Tel qu'il est, il a sa place dans toute bibliothèque agronomique qui se veut moderne. Car, et nous aurions peut être dû y insister plus tôt, l'ouvrage de J. M. POEHLMAN, paru en juin 1959, est à cette date, et autant que nous puissions le savoir, rigoureusement à jour.

G. V.

TABLE DES MATIÈRES DE L'ANNÉE 1959

BOUBALS (D.). — Contribution à l'étude des causes de la résistance des Vitacées au mildiou de la vigne et de leur mode de transmission héréditaire 5

KERGUELEN (M.). — Contribution à l'étude écologique et fourragère des régions naturelles du Finistère 237

PICARD (J.). — Quelques résultats concernant l'amélioration du trèfle incarnat 317

RIVES (M.). — Sur la comparaison des moyennes dans les essais variétaux 357

LASCOLS (X.). — Sélection réciproque et maïs hybrides précoces franco-américains 377

FERRARY (R.). — Induction de mutations chez l'orge cultivée sous l'effet des radiations ionisantes 403

PAQUET (J.). — Caractéristiques d'adaptation des blés destinés à la Plaine de Limagne 421

SIMON (M.) et CROISIER (L.). — Note sur le comportement des variétés de blé à la rouille jaune au cours des années 1954, 1955, 1957 435

GRILLOT (G.). — La classification des orges cultivées et nouvelles variétés d'orge .....

ESSAD (S.) et TOUVIN (H.). — Techniques de production et de contrôle des betteraves polyploïdes..... 553

TABLE PAR NOMS D'AUTEURS

(Les noms composés en caractères gras rappellent les mémoires originaux).

ALBRITTON (D. J.) and ROSCOE (E.) 338
BAKER (O. K.) 344
BANDLOW (G.) 342
BLACKWOOD (M.) 333
BLICKENSTAFF (J.), THOMPSON (D. I.) and HARVEY (P. H.) 340
BOSEMARK (N. O.) ..... 333 et 334
Boubals (D.) 232
BREVIGLIERI (N.) 351
BRIGGLE (L. W.) 340
CATCHESIDE (D. G.) 341
COFFMAN (F. A.) 338
COOPER (J. R.) 347
DUVICK (D. N.) 341
EICHELSBACHER (N. M.) 352
EKDAHL (I.) 337
Essad (S.) et **Touvin (H.)** 553
FARRAR (R. F.) 354
FEJER (J. O.) 344
Ferrary (R.) 403
FISCHER (H. E.) 342
FRÖST (S.) 335
FÜRSTE (W.) 342
GATES (R. R.) 336
Grillot (G.) 445
GUNTHER (E.) 353
HEGWOOD (M. P.) and HOUGH (L. F.) 335
HOOKER (A. L.) 339
Kerguelen (M.) 237
KOZMA (P.) ..... 352 et 353
LAPINS (K.) and NASH (S. W.) 349
Lascols (X.) 377
MILINKOVIC (V.) 335
MITCHELL (K. J.) and SOPER (K.) 345
MODLIBOWSKA (I.) 350
MUNTZING (A.) 336
NEVE (R. A.) 354
NEWTON (W.) and Van ADRICHEM (M. C. J.) 353
NYQUIST (W. E.) 339
Paquet (J.) 421

Picard (**J.**) 317
Poehlman (J. M.) 575
Rees (H.) 336
Rives (**M.**) 357
Rosenthal (C.) 343
Sampson (D. R.) 337
Simon (**M.**) et **Croisier** (**L.**) 435
Sizov (I. A.) 343
Stringfield (G. H.) 341
Waid (J. J.) 346
Williams (I. H.) 355
Wit (F.) 347
Zattler (F.) 355

TABLE MÉTHODIQUE DES PUBLICATIONS ANALYSÉES

GÉNÉRALITÉS

I. — Cytologie.

BLACKWOOD (M.). — Hérédité des chromosomes B chez *Zea Mays*..... 333
BOSEMARK (N. O.). — Les chromosomes accessoires chez *Festuca pratensis*. V. Influence des chromosomes accessoires sur la fertilité et le développement végétatif..... 333
BOSEMARK (N. O.). — Nouvelles recherches sur les chromosomes accessoires des graminées..... 334
FRÖST (S.). — Hérédité des chromosomes accessoires chez *Centaurea Scabiosa* 335
HEGWOOD (M. P.) and HOUGH (L. F.). — Des chimères chromosomiques chez la variété de pomme White Winter Pearmain et chez six de ses descendants issus de semis 335
MILINKOVIC (V.). — Chromosomes accessoires dans les racines de *Poa alpina* 335
MUNTZING (A.). — Fréquence des chromosomes accessoires dans des populations de seigle provenant d'Iran et de Corée 336
REES (H.). — Contrôle génotypique du comportement chromosomique chez le seigle. IV. L'origine d'une variation nouvelle..... 336

II. — Génétique.

GATES (R. R.). — Taxinomie et génétique du genre *Oenothera*..... 336
SAMPSON (D. R.). — Le déterminisme génétique de l'auto- et de l'interincompatibilité chez *Brassica oleracea*. 337

III. — Physiologie.

EKDAHL (I.). — Sur le mécanisme de croissance des poils absorbants 337
FISCHER (H. E.). — Expériences sur l'emploi de substances pour l'obtention de polyploïdes, en particulier chez la betterave 342
FÜRSTE (W.). — Procédés pour augmenter le pourcentage de triploïdes dans les graines polyploïdes de betteraves sucrières..... 342
ROSENTHAL (C.). — Comparaison des méthodes pour obtenir le matériel polyploïde au cours de la sélection de la betterave 343

IV. — Plantes textiles.

SIZOV (I. A.). — Quarante années de recherche scientifique dans le domaine de la liniculture..... 343

VI. — Graminées fourragères.

BAKER (O. K.). — Études sur le développement du système radiculaire des plantes fourragères. III. Influence des coupes sur la production de racines, de tiges et de feuilles d'un gazon de raygrass anglais..... 344

FEJER (J. O.). — Composantes génétiques et action du milieu dans l'étude de la productivité du ray-grass anglais 344
MITCHELL (K. J.) and SOPER (K.). — Effets de différences d'intensité lumineuse et de température sur l'anatomie et la croissance des feuilles de *Lolium perenne* et *Paspalum dilatatum* 345
WAID (J. J.). — Répartition des champignons à l'intérieur des tissus en décomposition des racines de ray-grass 346
WIT (F.). — Ray-grass d'Italie tétraploïde 347

VII. — Arboriculture fruitière.

COOPER (J. R.). — Facteurs intervenant sur la production, la taille et la qualité des pêches 347
LAPINS (K.) and NASH (S. W.). — Analyse de la fonction discriminante pour l'identification des variétés de pêchers en pépinières 349
MODLIBOWSKA (I.). — Le problème des gelées printanières et la culture fruitière 350

VII. — Amélioration des Plantes.

POEHLMAN (J. M.). — L'amélioration des plantes de grande culture 575

VIII. — Techniques culturales.

ALBRITTON (D. J.) and ROSCOE (E.). — Influence de la matière organique et de certains anions sur le rendement et la teneur en phosphore de l'avoine 338

CULTURES SPÉCIALES

I. — Céréales.

COFFMAN (F. A.). — Facteurs influençant la résistance à la chaleur chez l'avoine 338
HOOKER (A. L.). — Méthodes d'inoculation et détermination des réactions variétales au *Septoria* chez l'avoine 339
NYQUIST (W. E.). — Déterminisme de la résistance à la rouille brune portée par un blé tendre dérivé de *T. Timopheevi* 339
BLICKENSTAFF (J.), THOMPSON (D. I.) and HARVEY (P. H.). — La restauration de la fertilité, chez des maïs-hybrides possédant un facteur cytoplasmique de stérilité mâle ; modes d'hérédité et relations de linkage 340
BRIGGLE (L. W.). — Interactions gènes-cytoplasme dans une série de types de maïs mâle-stérile 340
CATCHESIDE (D. G.). — La génétique des chromosomes B chez le maïs ... 341
DUVICK (D. N.). — Comparaison des formes normales et mâle-stériles de plusieurs maïs-hybrides pour le rendement et d'autres caractères culturaux 341
STRINGFIELD (G. H.). — Restauration de la fertilité et rendement chez le maïs 341

II. — Plantes sarclées.

BANDLOW (G.). — La stérilité du pollen chez la betterave et son importance pour la sélection des plantes polyploïdes..... 342

VIII. — Vigne.

BREVIGLIERI (N.). — Recherches sur la différenciation des bourgeons et sur la micro- et macrosporogénèse chez le Sangiovese, le Canaiolo, le Trabbiano et la Malboisie de Chianti 351
EICHELSBACHER (N. M.). — Comparaison des variétés de vigne Riesling, Silvaner et Müller-Thurgau du point de vue de la génétique et de l'amélioration des plantes 352
KOZMA (P.). — Étude sur la variabilité et la fécondité des types floraux du cépage Kadarka 352
KOZMA (P.). — Action du système de taille (charge) et du nombre des feuilles sur le pouvoir de fonctionnement des fleurs de la vigne 353

IX. — Plantes horticoles.

GUNTHER (E.). — Obtention de fraisiers précoces par croisement avec *Fragaria platypetala* Rybd 353
NEWTON (W.) and van ADRICHEM (M. C. J.). — Résistance à la verticilliose chez la première génération d'autofécondation de plusieurs espèces de *Fragaria* 353

XI. — Divers.

FARRAR (R. F.). — Teneur en graines des houblons triploïdes : nouvelles recherches 354
NEVE (R. A.). — Transmission du caractère « résines » chez les houblons. II. Triploïdes de Fuggle 354
WILLIAMS (I. H.). — Problèmes physiologiques de la culture du houblon. 355
ZATTLER (F.). — Brunissement et enroulement de feuilles chez le houblon en juin 1958 355

Le Directeur-Gérant : B. LACLAVIÈRE.

Imprimerie Bussière à Saint-Amand (Cher), France. — 4-3-1960

Dépôt légal : 1e trimestre 1960 *N° d'impression : 780*